

Série : A, n° 1286

N° d'ordre : 2155

THÈSES

PRÉSENTÉES

à la Faculté des Sciences de Paris

POUR OBTENIR

le grade de Docteur ès-sciences naturelles

PAR

A. HÉE

Chef de Travaux à l'Institut Botanique
de la Faculté des Sciences de Strasbourg

PREMIÈRE THÈSE

**Contributions à l'étude de la Respiration
chez les Végétaux**

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le *13/12* 1930 devant la Commission d'examen

MM. MOLLIARD, *Président*

PORTIER
DEREIMS

} *Examineurs*

THÈSES

PRÉSENTÉES

à la Faculté des Sciences de Paris

POUR OBTENIR

le grade de Docteur ès-sciences naturelles

PAR

A. HÉE

Chef de Travaux à l'Institut Botanique
de la Faculté des Sciences de Strasbourg

PREMIÈRE THÈSE

**Contributions à l'étude de la Respiration
chez les Végétaux**

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 1930 devant la Commission d'examen

MM. MOLLIARD, *Président*

PORTIER
DEREIMS

} *Examineurs*

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.
Doyens honoraires .. P. APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires
V. BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.

Emile PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND .. Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).
G. URBAIN Chimie générale.
Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM Physique
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des trans-
A. COTTON formations.

Professeurs J. DRACH Physique générale.
Charles FABRY Application de l'analyse à la géométrie.
Charles PÉREZ Physique.
Léon BERTRAND Zoologie.
R. LESPIEAU Géologie structurale et géologie appliquée.
E. RABAUD Théories chimiques.
P. PORTIER Biologie expérimentale.
E. BLAISE Physiologie comparée.
P.-A. DANGEARD Chimie organique.
Paul MONTEL Botanique.
P. WINTREBERT Mécanique rationnelle.
O. DUBOSQ Anatomie et histologie comparées.
G. JULIA Biologie maritime.
A. MAILHE Mathématiques générales.
L. LUTAUD Etude des combustibles.
Eugène BLOCH Géographie physique et géologie dynamique.
Henri VILLAT Physique théorique et physique céleste.
Ch. JACOB Mécanique des fluides et applications.
P. PASCAL Géologie.
Léon BRILLOUIN Chimie appliquée.
V. AUGER Théories physiques.
E. ESCLANGON Chimie appliquée.
Astronomie.

E. PÉCHARD Chimie (Enseig^t P.C.N.).
M. GUICHARD Paléontologie.
A. GUILLET Chimie minérale.
G. MAUGUIN Chimie biologique.
L. BLARINGHEM Physique (P. C. N.).
A. MICHEL-LÉVY ... Pétrographie.
A. DEREIMS Physique (P. C. N.).
A. DENJOY Zoologie (Evolution des
H. BÉNARD êtres organisés).
E. DARMOIS Zoologie.
G. BRUHAT Optique appliquée.
H. MOUTON Botanique (P. C. N.).
A. DEBIERNE Radioactivité.
M. FRÉCHET Calcul des Probabilités et
Physiques mathématiques
M^{me} RAMART-LUCAS . Chimie organique.

Secrétaire A. PACAUD



CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DE LA RESPIRATION
CHEZ LES VÉGÉTAUX

PAR

A. HÉE

À mon Maître,

M. le Professeur E.-F. TERROINE

*Directeur de l'Institut de Physiologie générale
de la Faculté des Sciences de l'Université
de Strasbourg*

*En hommage de profonde
et affectueuse reconnaissance*

AVANT-PROPOS

Dans les comparaisons d'activité métabolique d'individus de même espèce ou de sujets d'espèces différentes, les physiologistes se heurtent à une grosse difficulté causée par l'absence d'une base rationnelle de mesure. Les unités ordinairement employées, poids, surface ou volume des organismes mis en œuvre, ont un caractère arbitraire résultant de l'introduction, dans les calculs établis avec ces données, de facteurs qui n'appartiennent pas véritablement à la substance vivante. Aussi, depuis plus d'un quart de siècle, un certain nombre de chercheurs ont-ils essayé de trouver un représentant qualifié de la masse protoplasmique qui intervient dans les manifestations physiologiques d'un être vivant. Une telle préoccupation a été le point de départ des recherches que je poursuis depuis plusieurs années sur les végétaux en me servant de la respiration comme expression de leur activité vitale.

Mais au cours des tentatives faites dans ce sens, l'étude du phénomène respiratoire lui-même, et des facteurs qui régissent son fonctionnement, m'a fourni des résultats qui se sont trouvés en désaccord avec les observations de mes prédécesseurs, ou ne les ont que partiellement confirmées.

Sous le titre de « Contributions à l'étude de la respiration chez les végétaux », j'ai réuni la majeure partie des constatations expérimentales que j'ai faites dans les essais de détermination d'une unité de comparaison de la puissance métabolique des plantes et dans l'étude de l'action de divers facteurs sur l'intensité de leur respiration.

Ce travail est divisé en trois parties.

La première comprend les recherches se rapportant à l'in-

fluence souvent étudiée, mais dont les résultats restent encore très controversés, de la température et de la richesse en oxygène du milieu ambiant sur l'activité respiratoire des végétaux.

Dans la deuxième partie, j'ai étudié les répercussions provoquées dans la respiration par les différences d'ordre morphologique, spécifiques ou individuelles, dues au sexe, à l'âge, à l'état de développement, et j'ai discuté, en me basant sur de nombreuses mesures, la valeur des comparaisons établies en fonction du poids ou de la surface des organismes.

La dernière partie est consacrée à l'exposé des résultats acquis sur les rapports entre l'activité métabolique des plantes et un certain nombre de leurs constituants chimiques : eau, substances protéiques, phosphore lipoïdique, composés puriques. En terminant, j'ai attiré l'attention sur le lien étroit qui apparaît entre les variations de la relation nucléoplasmatique et celles de la respiration et signalé l'importance de la connaissance de ce rapport, chimiquement défini, dans les tentatives de détermination de la masse protoplasmique active des végétaux.

Toutes mes recherches ont été faites dans les laboratoires des Instituts de Botanique et de Physiologie générale de la Faculté des Sciences de Strasbourg. Mon maître, M. le Professeur Terroine, a été l'instigateur de la plupart d'entre elles; avec la bienveillance et la sollicitude que tous ses élèves connaissent bien, et que tous apprécient, il a suivi, jour par jour, mon travail, ne cessant de m'encourager et de me donner des idées et de précieux conseils. Je suis heureux de lui témoigner ici ma très vive gratitude et de lui exprimer la profonde affection que je lui porte.

Il m'est agréable de remercier tous ceux qui, à divers titres, m'ont aidé dans la réalisation de mon travail. M. le Doyen Rothé s'y est toujours intéressé et a mis à ma disposition les ressources de l'Institut de Physique du Globe. M. le Professeur Rempp, du même Institut, m'a fourni de nombreux et très

utiles renseignements météorologiques. Je leur en suis très reconnaissant.

M. le Professeur Houard, directeur de l'Institut de Botanique, m'a appelé près de lui, en qualité de préparateur, en 1919, au moment de l'organisation de la Faculté des Sciences de Strasbourg; ses collaborateurs, MM. les Professeurs Chermezon et Lagarde, aussi bien dans mes recherches que dans l'accomplissement de ma tâche quotidienne, m'ont constamment donné des preuves de sincère amitié. Qu'ils veuillent bien trouver ici l'assurance de ma gratitude.

J'exprime mes remerciements à M. le Doyen Molliard, de la Faculté des Sciences de Paris, qui m'a fait le grand honneur d'accepter la présidence de ma thèse et m'a donné de bienveillants conseils avant sa rédaction définitive. Je remercie également MM. les Professeurs Portier et Dereims d'avoir bien voulu accepter de faire partie de mon jury.

Mes remerciements vont aussi à M. le Professeur Bataillon, de l'Université de Montpellier, près de qui j'ai trouvé, lors d'un séjour au laboratoire maritime de Sète, l'accueil le plus sympathique.

Parmi les nombreux travailleurs de l'Institut de Physiologie générale de Strasbourg, je remercie tout particulièrement mes camarades MM. R. Bonnet et J. Roche qui ont collaboré avec moi de la façon la plus amicale et la plus désintéressée, et MM. Ritter et Schneider qui m'ont apporté leur aide dans l'exécution de techniques de dosages longues et délicates.

PREMIÈRE PARTIE

Action de divers facteurs extérieurs sur la respiration des Végétaux

CHAPITRE I

ACTION DE LA TEMPERATURE

HISTORIQUE ET BIBLIOGRAPHIE CRITIQUE

De tous les agents externes qui agissent sur les phénomènes vitaux, la température est sans conteste le facteur le plus important. Les manifestations physiologiques des êtres sont, en général, profondément modifiées par les variations de température du milieu où ils se trouvent placés. La respiration, en particulier, présente une intensité dont la valeur est régie par les conditions thermiques du milieu ambiant, et nombreux sont les auteurs qui se sont préoccupés d'étudier la répercussion des variations de la température sur la valeur des échanges gazeux des êtres vivants.

En ce qui concerne les végétaux, DE SAUSSURE, dès 1833, signala l'importance du degré thermique sur leur intensité respiratoire ; et, après lui, beaucoup de physiologistes ont envisagé sous différents aspects le problème des rapports de la température et de la respiration des plantes.

Sans vouloir faire un historique complet des recherches faites sur cette question, nous signalerons seulement les tra-

vaux les plus importants, ou les plus récemment parus, en nous arrêtant particulièrement à ceux qui conduisent à des interprétations différentes de la marche du phénomène, sans d'ailleurs respecter d'une façon absolue l'ordre chronologique ; et, ne nous préoccupant que des variations propres de l'intensité respiratoire des végétaux en fonction de la température, nous négligerons les recherches ayant trait à l'étude du quotient respiratoire chez ces êtres.

GARREAU eut le mérite de séparer d'une façon très nette la respiration de l'assimilation chlorophyllienne, ce qui n'avait pas été fait jusqu'à lui, et en outre d'attirer l'attention sur l'importance de la température du milieu ambiant dans le phénomène respiratoire. Il montra qu'une température suffisamment élevée est nécessaire pour rendre possible la mesure des échanges gazeux. L'étude des conditions expérimentales utilisées par ses prédécesseurs, notamment CALVERT et FERRAND, ainsi que ses observations personnelles, le conduisirent à conclure que « le soleil, par sa température, augmente l'exhalation du gaz carbonique », et que « l'abaissement de la température, en paralysant plus ou moins promptement les mouvements du fluide vital, diminue ou arrête complètement l'expiration de ce gaz ».

En 1864, DE FAUCONPRET, après avoir montré la généralisation du phénomène chez tous les végétaux et traduit par une courbe l'émission du gaz carbonique en fonction de la température, exprima sous forme mathématique le rapport qui relie la valeur des échanges gazeux au facteur thermique. Pour cet auteur, et ceci est encore admis par de nombreux physiologistes, la respiration des plantes est régie par une loi exprimée dans la formule d'expression parabolique : $Q = A + B t^2$, dans laquelle Q représente la quantité de CO_2 dégagé et t le degré thermique, A et B étant deux constantes spécifiques.

Une telle loi montre que l'intensité respiratoire croît avec la température jusqu'à ce que cette dernière entraîne la mort du végétal. Il n'y a donc pas dans les échanges respiratoires de valeur maxima correspondant à une température optima déterminée. Malheureusement DE FAUCONPRET, en dépit des obser-

vations de GARREAU, n'a pas fait de distinction entre la respiration et l'assimilation chlorophyllienne, ce qui enlève toute valeur à ses conclusions.

Les résultats expérimentaux de DÉHÉRAIN et MOISSAN, tout en montrant très nettement l'augmentation progressive du gaz carbonique émis par les feuilles de diverses plantes avec l'élévation de la température, ne peuvent être utilisés pour l'établissement d'une courbe valable, car la durée de leurs mesures est trop élevée : 69 heures à 8° et 5 heures et demie à 45°.

Les courbes établies avec les données expérimentales se rapportant à la température d'une part, et d'autre part aux quantités correspondantes de gaz carbonique émis par heure et par gramme frais de substance, fournies par WOLKOFF et MAYER et par RISCHAWI, ce dernier ayant opéré sur des germinations de *Vicia Faba* et sur des plantules étiolées de Blé, ont la forme parabolique signalée par DE FAUCONPRET.

A. MAYER a constaté de même, en mesurant l'oxygène absorbé par des germinations de *Triticum vulgare*, que l'intensité respiratoire augmentait régulièrement avec l'élévation de la température sans passer par un maximum.

Les mesures de KREUSLER faites sur rameaux de *Rubus* à des températures allant jusqu'à 46°6 n'ont pas mis en évidence d'optimum thermique dans le phénomène respiratoire.

Par contre un peu plus tard la représentation graphique des résultats expérimentaux fournis par CLAUSEN sur germinations de Lupin et de Blé pour des températures échelonnées entre 0° et 55°, et par ZIEGENBEIN en mesurant l'émission du gaz carbonique de tubercules de Pomme de terre, donne des courbes de respiration en fonction de la température qui mettent en évidence un maximum d'intensité dans les échanges correspondant à une température optima située au voisinage de 40°. PFEFFER fait remarquer très justement que ces auteurs ont tiré leurs conclusions d'expériences défectueuses ; aux températures élevées il y avait altération, au moins temporaire, des organismes employés, et ceci est prouvé par le fait que ramenées à une température moyenne les plantes ayant servi à des mesures à températures hautes ne présentaient plus

une intensité respiratoire identique à celle qu'elles avaient montrée antérieurement. D'ailleurs l'observation faite par CLAUSEN que les germinations après avoir séjourné à 45° présentaient encore des manifestations géotropiques n'est pas une preuve de non-altération des plantes utilisées. En outre, CLAUSEN faisait subir aux germinations un réchauffement de trop longue durée; il plaçait par exemple les Lupins deux heures à 50°; or les recherches plus récentes de KUYPER ont montré que les racines de *Lupinus luteus* à 45° perdent rapidement leur turgescence, ce qui indique qu'une telle température est nuisible à cette plante.

Sensiblement à la même époque, à l'aide du même matériel, et dans les mêmes conditions expérimentales, AMM a obtenu, en étudiant la respiration intramoléculaire, une courbe ayant même forme que celles de CLAUSEN et de ZIEGENBEIN.

BONNIER et MANGIN, dans divers travaux dont les résultats sont classiques, ont étudié l'action de la température sur la respiration d'organes aériens ou souterrains de végétaux verts, de plantes saprophytes, de champignons, et ils ont constaté, dans tous les cas observés, une augmentation progressive de l'intensité respiratoire avec l'élévation de la température, sans qu'il y ait dans les courbes la moindre apparence de maximum. Ces courbes sont ordinairement de forme parabolique, mais dans quelques cas elles constituent de véritables droites. Les expériences de BONNIER et MANGIN se montrent donc, en partie tout au moins, en désaccord avec la loi de DE FAUCONPRET.

Les mesures de JUMELLE sur aiguilles de Pin et sur différents Lichens, et celles d'AUBERT sur plantes grasses, ont confirmé l'observation que l'intensité des échanges gazeux des végétaux était favorisée par l'élévation de la température.

On trouve dans le travail de MATTHAEI de nombreuses mesures de respiration sur feuilles de Ronce. Par ailleurs cet auteur, lors de mesures comparatives sur les intensités respiratoire et assimilatrice des limbes foliaires de Laurier-Cerise à des températures comprises entre 5°8 et 33°1, a vu que la courbe de respiration ne présente pas, dans l'émission du CO₂, de maximum corrélatif à un optimum de température. Ses

chiffres montrent d'autre part qu'aux températures élevées il apparaît pour un degré thermique déterminé, dans l'activité respiratoire, des variations qui sont en rapport avec la durée d'exposition à cette haute température ; c'est là un phénomène important qui avait passé jusqu'alors inaperçu.

POURIEWITSCH a formulé diverses critiques au sujet des recherches de BONNIER et MANGIN, critiques portant notamment sur le choix du matériel et sur la durée des expériences; il a repris l'étude de l'influence de la température sur les échanges respiratoires de plantules, feuilles, jeunes rameaux, fragments divers de végétaux verts, ainsi que sur quelques Moisissures et Levures; mais dans ses recherches il se préoccupe beaucoup plus du quotient respiratoire que de l'intensité propre des échanges gazeux.

Dans des conditions, un peu spéciales il est vrai, puisqu'il utilisait des organes blessés, TSCHERNIAJEW a constaté chez l'Oignon que la respiration aérobie augmentait avec la température, mais que pareille influence ne se faisait pas sentir dans la respiration anaérobie.

Si l'on admet, avec de nombreux physiologistes, pour la courbe de la respiration en fonction de la température, une forme parabolique, on exprime le phénomène en disant que la respiration, comme les processus chimiques, obéit à la loi de VAN'T HOFF. MATISSE s'est élevé contre cette dénomination inexacte de soi-disant loi qui n'est que la règle de VAN'T HOFF ou règle du coefficient de température, règle empirique qui indique que pour une élévation de la température de 10 degrés la vitesse des réactions chimiques est multipliée par un nombre compris entre 2 et 3. C'est cependant cette règle que l'on a voulu appliquer à tous les phénomènes vitaux. Elle est exprimée par la formule suivante : $\text{Log } K = a + \frac{b}{T}$ (1) ; T étant la température absolue et a et b des constantes. Cette formule permet d'établir pour une élévation de température de 10 de-

grés un coefficient $Q_{10} = \left(\frac{K_2}{K_1} \right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}$, K_2 et K_1 sont les valeurs expérimentales qui correspondent aux températures t_2 et t_1 .

BOHN et MATISSE, en calculant le Q_{10} d'après les résultats de diverses mesures d'activité physiologique faites sur animaux par différents auteurs, ont signalé que le coefficient de température était souvent très éloigné de la valeur 2 à 3, et ceci notamment pour les températures inférieures à 10° et pour celles supérieures à 35° ; ils ont ainsi montré que les biologistes avaient tort de conclure à un accord entre la règle de VAN'T HOFF et l'intensité des phénomènes vitaux.

Ne faisant appel qu'aux mesures de respiration faites sur végétaux, antérieurement à nous, et dont un certain nombre figurent dans les traités classiques de Physiologie, nous avons calculé les coefficients de température et obtenu pour Q_{10} des chiffres très variables comme en témoignent les valeurs ci-dessous.

D'après les chiffres d'émission de CO_2 par des plantules étiolées de Blé trouvés par RISCHAWI, la valeur du Q_{10} pour des intervalles de 5 degrés, en allant de 5° à 45° , est successivement de :

2,56 ; 3,49 ; 1,58 ; 2,01 ; 1,51 ; 1,63 ; 1,74 ; 1,00

Si l'on se reporte aux données de ZIEGENBEIN sur l'intensité respiratoire des tubercules de Pomme de terre, en laissant de côté les chiffres contestables obtenus à des températures supérieures à 45° , on trouve par calcul que le coefficient thermique est égal à 1,89 en passant de 10° à 20° ; à 2,08 de 20° à 30° ; à 2,85 entre 30° et 35° ; à 1,69 de 35° à 40° ; et à 1,41 de 40° à 45° .

En appliquant la même formule pour calculer le Q_{10} , les chiffres expérimentaux de BONNIER et MANGIN pour un Champignon, *Polyporus versicolor*, nous donnent comme coefficient de température entre 10° , 15° , 25° et 35° les valeurs suivantes : 3,96 ; 1,66 ; 1,54 ; avec un Lichen, *Dactylea quercina*, pour les températures élevées 35° , 41° et 54° le Q_{10} est égal à 1,96 et 1,61.

Avec des aiguilles de *Pinus Pinaster* de 0° à 40° , on obtient successivement pour Q_{10} : 2,18 ; 2,02 ; 3,79 ; 1,89.

Les écarts sont encore bien plus considérables si on tient compte des données fournies par les mêmes auteurs sur la

respiration des feuilles de *Nicotiana tabacum*, puisque de 7° à 15° $Q_{10} = 8,02$; de 20° à 32° $Q_{10} = 1,74$; et de 40° à 42° $Q_{10} = 4,98$.

Les valeurs de MATTHAEI sur feuilles de Ronce fournissent respectivement entre 2° et 11° : $Q_{10} = 3,39$; de 11° à 20° : $Q_{10} = 1,68$; de 20° à 29° : $Q_{10} = 1,76$; de 29° à 37° : $Q_{10} = 2,08$; et entre 37° et 46° : $Q_{10} = 1,96$.

Ainsi donc, avec les végétaux les plus divers, la valeur du coefficient de température est rarement comprise entre 2 et 3 ; le Q_{10} ne reste localisé au voisinage de ces chiffres que pour les températures moyennes, c'est-à-dire entre 10° et 30°, et même dans cette zone sa valeur varie-t-elle souvent assez considérablement.

Tous ces exemples se rapportant à la respiration des plantes, et on pourrait les multiplier, viennent confirmer les observations judicieuses faites par MATISSE sur les manifestations physiologiques des animaux, et on peut conclure avec lui que c'est bien à tort que les biologistes voient dans leurs résultats expérimentaux fournis par la mesure de la respiration en fonction de la température une vérification de la règle de VAN'T HOFF.

A cette règle de VAN'T HOFF, purement empirique, et trop souvent mise en défaut, MATISSE a opposé la loi qu'il désigne sous le nom de loi de VAN'T HOFF et ARRHÉNIUS et qui s'exprime par la formule $\text{Log } K = -\frac{A}{T} + C$ (2) et il a démontré

que cette formule était non seulement différente de la première, mais qu'en outre il y avait incompatibilité entre les deux. La traduction de ces formules par des courbes montre d'ailleurs d'une façon très objective, les différences qui existent entre elles. La règle de VAN'T HOFF fournit une courbe dont la concavité est toujours tournée vers le haut, tandis que la deuxième présente pour les températures élevées un point d'inflexion du fait que le coefficient diminue avec l'élévation de la température. Dans les régions de températures moyennes, les deux courbes se suivent et c'est ce qui fait que les physiologistes qui n'expérimentent que dans des limites assez étroites de

température obtiennent comme courbe représentative de leurs résultats expérimentaux une branche de parabole, et ainsi, d'une façon erronée, sont conduits à généraliser et à admettre l'application de la règle de VAN'T HOFF. Sans nous étendre davantage sur cette discussion et en renvoyant à l'étude minutieuse faite par MATISSE, à ses calculs de coefficient thermique établis avec les résultats expérimentaux de ses prédécesseurs, ainsi qu'à ses expériences propres de l'étude de l'action de la température sur l'activité motrice des animaux, on constate que la loi de VAN'T HOFF et ARRHÉNIUS telle qu'elle est exprimée par la formule (2) correspond beaucoup mieux aux faits que la règle de VAN'T HOFF, que mettent en avant la plupart des physiologistes.

Nous avons déjà signalé, avec les résultats des recherches de BONNIER et MANGIN que, suivant les organismes employés, la forme de la courbe de respiration en fonction de la température pouvait varier ; de forme parabolique avec les végétaux supérieurs, elle est sensiblement une droite si on considère les mesures faites sur Champignons. D'après CERIGHELLI qui a étudié à ce point de vue la respiration des racines de diverses Phanérogames, *Erigeron canadensis*, *Calendula arvensis*, *Sonchus tenerrimus*, etc., il y aurait proportionnalité entre l'accroissement de l'intensité des échanges respiratoires et la température ; la courbe caractérisant le phénomène serait une droite comme l'avait déjà indiqué VAN TIEGHEM. La loi régissant les rapports de l'absorption de l'oxygène à différents degrés aurait comme expression mathématique, d'après cet auteur, l'équation linéaire de forme $Q = A + Bt$, dans laquelle Q représente la quantité d'oxygène absorbé à une température t, A et B étant des constantes.

Aux modes opératoires de CERIGHELLI on peut faire la juste critique suivante qui a aussi été adressée à BONNIER et MANGIN : les courbes ont été établies avec un nombre de points trop faible. En effet sur les six courbes fournies par CERIGHELLI, quatre ne comportent que trois mesures et les autres sont tracées avec quatre points. Cette insuffisance de données conduit à une représentation inexacte du phénomène. C'est

ainsi que si nous admettons avec ce physiologiste que la courbe réelle est une droite, on peut extrapoler sans que cela soit critiquable au point de vue mathématique. Or prenons le cas de la respiration de la racine de l'*Erigeron canadensis*; en prolongeant la droite, on arrive au résultat que vers 13° ou 14°, l'intensité respiratoire de l'organe souterrain de cette plante serait nulle; chose difficile à admettre quand on peut constater que dans nos régions l'*Erigeron* se développe tout à fait normalement à une telle température, ce qui implique nécessairement une activité respiratoire assez intense pour toutes les parties du végétal. En outre, comme beaucoup de chercheurs, CERIGHELLI est resté dans des limites de température trop restreintes pour permettre de tirer de ses résultats expérimentaux une conclusion d'ordre général. C'est ainsi que pour la racine de l'*Erodium malacoides* les observations extrêmes ont été faites à 10° et 32°, pour l'*Erigeron canadensis* elles ont toutes été localisées entre 21° et 34°, et pour le *Calendula arvensis* les mesures n'ont été faites qu'à 0°, 10° et 27°.

Au sujet du travail de cet auteur, nous signalerons aussi combien la valeur du Q_{10} calculée d'après les résultats de ses mesures s'éloigne de celle qu'indiquerait une marche du phénomène en accord avec la règle de VAN'T HOFF. Ainsi la détermination du coefficient thermique donne dans le cas de la racine de *Calendula* 6,14 de 0° à 10° et 1,64 de 10° à 27°, et avec le *Sonchus* les valeurs de Q_{10} sont toujours inférieures à 2, comme le montrent les chiffres suivants : 1,20, 1,29 et 1,90, obtenus en appliquant la formule indiquée précédemment pour les écarts de température 20°-23°, 23°-36°, 36°-41°.

LUNDEGARTH dans un travail où il étudie l'action de la température sur l'assimilation chlorophyllienne et sur la respiration, mais où malheureusement la question est traitée un peu d'une façon secondaire en ce qui concerne les rapports de la température et de l'intensité respiratoire, a établi la marche du phénomène en employant comme matériel expérimental les feuilles de Pomme de terre. Il distingue quatre phases dans la courbe : jusqu'à 40° la montée de l'intensité avec la température est régulière, le coefficient thermique

varie de 1,9 à 3,3 ; à 40° il y a un optimum ; de 40° à 46° l'activité respiratoire tout en baissant présente des irrégularités ; de 46° à 50° il se produit une ascension très nette et forte suivie, après un deuxième maximum, par une descente définitive qui est sans doute d'origine nécrobiotique. Cette étude, en mettant de côté les chiffres expérimentaux se rapportant aux températures au-dessus de 45° et qui doivent correspondre à un état prémortel dû à l'action nuisible de la chaleur, montre, en tout cas, l'existence d'un maximum d'intensité respiratoire correspondant à la température optima de 40°, et ce fait est en accord avec celui constaté par CLAUSEN et par ZIEGENBEIN.

Plus récemment PLANTEFOL s'est préoccupé des variations de l'absorption de l'oxygène en fonction de la température dans un important travail sur la physiologie de l'*Hypnum triquetrum*. La courbe établie avec ses données est d'allure parabolique aux températures basses, mais de 10° à 37° elle correspond sensiblement à une droite très nettement ascendante. L'auteur signale que le coefficient thermique entre 0° et 10° est égal à 3 ; sa valeur tombe à 2,25 entre 10° et 20°, pour baisser encore aux températures plus élevées.

A la suite des observations précédemment indiquées de MATTHAEI sur les échanges gazeux des feuilles de Laurier-Cerise, BLACKMAN, dès 1905, attira l'attention des physiologistes sur l'importance du facteur temps dont l'action se fait sentir à partir de 25°. Pour un degré thermique déterminé, situé au-dessus de cette température, l'intensité des phénomènes assimilateur et respiratoire ne reste pas constante mais diminue au fur et à mesure que la durée d'exposition se prolonge ; la chute est d'autant plus rapide que la température d'exposition est plus élevée. Donc ce facteur supplémentaire modifie le phénomène réel dû à l'action directe de la température et empêche ainsi d'en avoir l'expression exacte par mesure de la valeur des échanges. Pour atteindre la valeur initiale du processus, BLACKMAN a proposé deux méthodes. Dans l'une on détermine par mesure directe deux points de la courbe entre 10° et 25°, on obtient ainsi la valeur réelle du Q_{10} ;

pour les températures plus élevées les points de la courbe sont établis par extrapolation. Dans la deuxième méthode les mesures sont faites aux températures élevées après un temps préalable de séjour, puis on mesure l'intensité à des intervalles réguliers et de cette façon, pour une température donnée, on fixe la courbe de chute de l'intensité du phénomène ; en extrapolant on trouve, pour chaque degré thermique, la valeur correspondant à un temps zéro d'exposition. Les différents points zéro ainsi obtenus permettent de tracer la courbe réelle montrant l'action de la température sur l'activité physiologique de l'organisme utilisé. BLACKMAN a trouvé une concordance satisfaisante entre ces deux méthodes dans l'étude de l'intensité assimilatrice ; pour la respiration il pense qu'il y a semblable relation.

En définitive, d'après la théorie de BLACKMAN, l'optimum que l'on peut constater expérimentalement est dû au facteur temps, et la courbe représentant réellement l'activité assimilatrice ou respiratoire d'une plante est une courbe exponentielle.

A la suite de l'importante remarque de BLACKMAN un certain nombre de travaux furent entrepris pour vérifier, à l'aide de l'étude de la respiration chez les végétaux, le bien-fondé de sa théorie. C'est ainsi que KUYPER étudia l'effet de la température sur l'émission du gaz carbonique dans les germinations de *Lupinus luteus*, *Pisum sativum* et *Triticum vulgare* ; il constata que la règle de VAN'T HOFF-ARRHÉNIUS ne s'appliquait que de 0° à 25° et que l'optimum expérimental se déplaçait avec le temps d'observation. Mais nous ne citons ses travaux, comme ceux plus récents de FERNANDES, que pour mémoire, car ces auteurs dans leurs recherches sur les germinations n'ont pas tenu compte de la croissance ; celle-ci étant très rapide joue un rôle important et la non-considération de ce facteur rend impossible l'établissement d'un véritable coefficient d'intensité respiratoire, lequel exige la connaissance d'un facteur fixe : poids, surface ou constituant chimique.

Par ailleurs AMSTEL et ITERSON ont signalé que, dans les

différents processus physiologiques qui interviennent dans la fermentation de la Levure, la courbe théorique établie au temps zéro ne correspond pas à celle indiquée par BLACKMAN mais présente bien un optimum.

Enfin très récemment DE BOER a étudié la respiration du *Phycomyces Blakesleeanus* cultivé sur divers milieux, par mesures comparatives faites sur des cultures prises en même période, laquelle était caractérisée par un temps fixe de développement et une longueur déterminée des sporangiophores. Il s'est servi de la deuxième méthode d'extrapolation de BLACKMAN pour établir la courbe de respiration en fonction de la température. Ses résultats montrent un effet nuisible de la chaleur à partir de 27°5 sur les cultures développées sur milieu oléagineux, et à partir de 32°5 pour celles obtenues sur pain. Ramenées au temps zéro les intensités respiratoires exprimées par l'absorption de l'oxygène permettent de tracer pour les cultures développées sur graines de Lin une courbe avec un maximum vers 30°, tandis qu'en utilisant les chiffres d'émission de gaz carbonique la courbe croît sans régularité, mais constamment. Les résultats obtenus avec les mycéliums développés sur milieu hydrocarboné montrent qu'à partir de 32° les échanges gazeux exprimés par l'oxygène absorbé ou par le CO² dégagé vont toujours en diminuant.

Après avoir mentionné ces inflexions dans les courbes de respiration, l'auteur attire l'attention sur le fait qu'avec les cultures sur pain les valeurs de l'intensité de la respiration avant la température optimale se répartissent suivant une droite, tandis qu'avec le Champignon développé sur graines de Lin les courbes sont légèrement convexes par rapport à l'axe des températures. Ainsi d'après DE BOER jusqu'à 32° qui est la température optimale, la courbe au temps zéro serait, dans le premier cas, une fonction linéaire de la température.

Quant au coefficient thermique, dans tous les cas, il baisse avec l'augmentation de la température, passant par exemple de 1,85 à 1,22 pour les températures comprises entre 10° et 30°.

L'exposé que nous venons de faire fait ressortir la diversité des résultats obtenus dans l'étude de l'influence de la

température sur l'intensité respiratoire des organismes végétaux ; et si tous les auteurs ont constaté que depuis les températures basses jusqu'à un certain degré thermique, que l'on peut qualifier de moyen, la respiration des plantes s'accroît au fur et à mesure que la température du milieu ambiant s'élève, les diverses données expérimentales ne s'accordent plus quand il s'agit de l'effet provoqué par les températures élevées sur la valeur des échanges gazeux ; si bien que la traduction du phénomène, dans son intégrité, a donné lieu à différentes interprétations.

Pour les uns, l'intensité respiratoire augmente depuis les températures les plus basses compatibles avec la vie, jusqu'à la température mortelle. Pour d'autres il existe, comme dans la plupart des manifestations vitales, une température optimale à laquelle correspond un maximum d'intensité respiratoire. En outre, les résultats fournis par les premiers conduisent à l'établissement d'une courbe qui est tantôt d'allure parabolique, tantôt linéaire. En fait, de l'étude des conditions expérimentales utilisées par les différents physiologistes, il semble ressortir que cette dernière différence résulte très probablement de l'état du matériel employé et du nombre plus ou moins élevé de mesures faites.

Le point le plus important, et le moins évident, est celui de l'existence ou de l'absence d'un maximum dans le processus respiratoire sous l'influence du facteur thermique. Cette incertitude semble être due à ce que l'étude de la respiration aux températures élevées, de 35° environ jusqu'à la température mortelle, n'a pas été faite avec suffisamment de rigueur dans la plupart des cas. Trop souvent, les auteurs qui se sont occupés de cette question ont totalement négligé cette zone, ou n'ont établi la courbe correspondant à cette région qu'avec un nombre trop restreint de chiffres expérimentaux.

Les recherches anciennes qui ont mis en évidence l'existence d'un optimum thermique sont évidemment susceptibles de critiques, mais une grande partie de celles-ci s'appliquent aussi aux expériences qui leur sont opposées. D'autre part, la règle du coefficient de température n'est presque jamais en

accord avec les faits. En outre, que le facteur temps agisse dans la marche du phénomène, ce n'est pas douteux ; mais la théorie de BLACKMAN qui tient compte de son intervention est, comme nous l'avons vu par les récentes recherches, elle aussi mise en défaut. Si dans certains cas la durée d'exposition peut être la cause d'un optimum apparent, il n'en reste pas moins qu'on peut envisager la possibilité de trouver parmi les végétaux, des espèces, ou à défaut des organes, où l'action nocive de la chaleur ne se fait sentir, aux températures élevées, qu'après un temps suffisamment long pour qu'on ne puisse, avant l'apparition de l'effet nuisible, faire à ces températures des mesures valables permettant de se donner une idée plus précise de l'action de la température sur l'activité respiratoire.

BUT DE NOS RECHERCHES

Toutes ces considérations et aussi le fait que d'après les études de MATISSE la loi de VAN'T HOFF et ARRHÉNIUS s'accorde avec un certain nombre de résultats expérimentaux, nous ont conduit à reprendre l'étude de l'influence de la température sur l'intensité du processus respiratoire chez les végétaux en nous servant d'organismes aussi différents que possible et en faisant appel pour la mesure des échanges gazeux à des techniques variées. Nous avons tenu compte dans ces recherches, des observations et critiques que nous avons exposées, tant au point de vue du choix du matériel, que dans la façon de conduire les expériences.

Mais la préoccupation de réaliser des expériences à l'abri des critiques d'ordre technique nous a amené à apporter une attention particulière, dans le choix du matériel, à l'état dans lequel se trouvaient, au moment de l'emploi, les plantes ou les organes végétaux dont nous voulions mesurer l'activité respiratoire. En dehors de l'effet direct de la température nous avons constaté que, dans certains cas, les conditions thermiques de séjour antérieur à la chaleur ou au froid pouvaient avoir une répercussion sur la respiration. Or les premières

observations que nous avons faites à ce sujet se sont trouvées, complètement ou en partie, en désaccord avec celles de nos prédécesseurs. D'autre part l'étude bibliographique de cette question nous a révélé un manque absolu de concordance dans les résultats acquis antérieurement à nous sur ce sujet, si bien que nous avons compris la nécessité de la reprendre et de la compléter.

Dès lors, notre recherche du rôle de la température dans le phénomène de la respiration des plantes comportera deux points :

1°) l'étude de l'influence des températures extrêmes subies antérieurement par les végétaux ;

2°) celle de l'action directe et immédiate de la température sur l'activité respiratoire des plantes.

A. — INFLUENCE DES TEMPERATURES SUBIES ANTERIEUREMENT SUR LA RESPIRATION DES VEGETAUX

§ I. — POSITION DE LA QUESTION ET OBJET DU TRAVAIL

Divers auteurs se sont préoccupés de rechercher si des variations plus ou moins brusques de température pouvaient avoir une action sur l'intensité des échanges gazeux des plantes, ou encore si l'exposition pendant une durée plus ou moins longue à une température basse ou élevée pouvait, au bout d'un certain temps, manifester encore son effet sur l'activité respiratoire d'un végétal.

Le premier physiologiste ayant abordé cette question est ZIEGENBEIN. Opérant sur des germinations de *Vicia sativa* et de *Lupinus luteus*, il compare leur intensité respiratoire à 15° et 20° avec celle qu'elles présentent à ces températures après un séjour de 5 heures à 30°. Il ne constate aucune augmentation de la valeur des échanges gazeux. Par contre des germinations de Lupin ayant séjourné 5 heures à 42°-45° et ramenées ensuite à 15° ou 20°, montrent une activité respiratoire sensiblement plus faible que celle qu'elles avaient pré-

sentée, à ces mêmes températures, avant le séjour aux températures hautes. Les températures élevées subies antérieurement paraissent donc diminuer la respiration.

PALLADINE a repris la question en s'adressant à des portions de tiges étiolées de Fève placées sur solution de saccharose à 10 %. Ces fragments étaient divisés en trois lots qu'il faisait séjourner, le premier lot à 17°-20°, le deuxième à 7°-12° et le troisième à une température comprise entre 36° et 37°5. La durée d'exposition à ces températures était de 3 à 7 jours. Il constate que l'intensité respiratoire exprimée par le dégagement de CO² à une température moyenne de 18° est plus élevée pour les échantillons ayant été soumis à des températures élevées ou basses et ramenées ensuite à 18°. Il conclut à une action excitatrice sur la respiration due aux changements brusques de température subis par les plantes.

Sur oignons de *Gladiolus* ZALENSKI a étudié le résultat du séjour à température élevée et noté, après deux heures et demie à 38°8, une augmentation considérable de la respiration, telle que l'intensité était encore, 17 heures après, égale au double de ce qu'elle est normalement. La respiration des germinations de *Lupinus luteus* était aussi activée par séjour préalable à température élevée.

D'autre part le même auteur a constaté qu'un séjour prolongé à 38°-40° provoquait une chute lente de la respiration des bulbes.

KUYPER qui a mesuré l'intensité respiratoire de jeunes Lupins successivement à 5°, 25° et 5°, n'a pas constaté d'influence due à l'alternance des températures et il signale que cette observation s'accorde avec celle de ZIEGENBEIN. Nous noterons en passant que dans ces conditions thermiques, qui ne sont que moyennes, il n'est pas surprenant de ne trouver aucune variation.

MULLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI ont apporté d'intéressantes constatations sur l'influence du réchauffement sur la respiration des tubercules de Pomme de terre. Ces organes portés à des températures élevées par séjour de plusieurs heures dans l'eau chaude ou dans l'air réchauffé, ou successivement de ces deux façons, ont présenté, à la température

ordinaire à laquelle ils étaient ensuite ramenés, une respiration nettement supérieure à celle qu'ils avaient montrée avant le réchauffement. Le maximum d'intensité respiratoire n'était d'ailleurs pas atteint immédiatement, mais se faisait sentir seulement environ 24 heures après le séjour à haute température. Chez la Pomme de terre la température minima nécessaire pour provoquer l'excitation a été 38°. Après 8 heures de séjour à 44° la respiration rapportée au poids frais primitif et à l'heure était doublée, et 8 jours après elle était encore supérieure à la respiration normale; mais elle restait alors stationnaire, ce qui semble indiquer qu'un changement permanent dans l'organisme s'était produit. Les résultats de ces auteurs montrent aussi qu'un séjour de 5 à 8 heures à 0° n'apporte aucune modification dans l'intensité respiratoire des tubercules.

Quelques années plus tard, BLANC a critiqué les expériences de PALLADINE, notamment en ce qui concerne l'état des plantes utilisées pour les mesures. D'après lui les fragments de Fève, identiques avant leur mise sur solution sucrée, ne l'étaient plus, après séjour aux différentes températures, au moment où les mesures étaient faites. Cet auteur a repris la question sur embryons de *Phaseolus*, sur tiges étiolées de *Vicia Faba* et sur jeunes feuilles de *Secale cereale*, et il a étudié l'effet des changements brusques de température sur leur activité respiratoire. Il est arrivé à la conclusion qu'il n'y a pas d'excitation due à un séjour préalable à une température différente de celle à laquelle est faite la mesure et que « le passage d'un régime respiratoire à l'autre se fait par transition graduée ».

Récemment, PLANTEFOL, en étudiant la respiration de l'*Hypnum triquetrum*, a noté une diminution sensible de l'intensité après une période froide. Cet auteur n'indique pas les températures subies antérieurement par la Mousse mais signale qu'il se servit d'exemplaires récoltés sous la neige. En été il a constaté qu'une période chaude et sèche nuisait à l'activité physiologique de tels végétaux.

Laissant de côté les critiques d'ordre technique concernant

les mesures de la respiration et la nature ou l'état des végétaux employés dans les travaux mentionnés, nous avons été amené à nous poser cette question : les résultats obtenus sur végétaux verts sont-ils en désaccord les uns avec les autres ? Et ceci parce que ANDRÉ oppose les expériences de PALLADINE à celles de BLANC; ce dernier d'ailleurs met lui-même ses résultats en parallèle avec ceux de son prédécesseur. Nous avons à dessein signalé avec détails les conditions expérimentales employées par PALLADINE et par BLANC dans leurs recherches. Si nous examinons attentivement les modes opératoires de ces deux expérimentateurs, nous constatons que c'est bien à tort qu'on met en opposition les faits observés, car en réalité, les expériences ne sont pas comparables. En effet, et tout d'abord, BLANC reste dans des conditions thermiques moyennes puisque la température la plus haute utilisée est seulement de 28° et que la mesure faite à la température la plus basse l'a été à 6° ; les comparaisons étant faites avec des mesures établies à 17°, les écarts sont donc faibles puisqu'ils n'ont jamais dépassé 11 degrés. PALLADINE par contre a utilisé des températures atteignant d'une part 37°5 et d'autre part 7 et 12°. Mais, objection plus grave, BLANC n'a fait supporter les températures extrêmes aux végétaux que pendant des temps variant de 15 à 30 minutes, tandis que PALLADINE a fait porter ses observations sur des plantes qui, dans l'intervalle de deux mesures comparatives, ont séjourné de 3 à 7 jours aux températures basses ou élevées. Il est bien évident qu'il n'y a pas lieu de comparer entre eux les résultats de telles expériences. En effet, un séjour de courte durée à une certaine température, même extrême, peut très bien ne pas agir sur l'état de la matière vivante, alors que si l'on expose assez longtemps un organisme à une forte ou basse température il peut se produire, à la longue, des modifications internes susceptibles d'amener des perturbations dans les phénomènes vitaux; en un mot le facteur temps ne doit pas être négligé. C'est ainsi que PLANTEFOL signale que les Mousses ayant séjourné plusieurs jours à 37° présentaient au bout de ce temps des altérations profondes.

Ainsi donc, à notre avis, il n'y a pas lieu d'opposer les conclusions de BLANC à celles de PALLADINE et les résultats expérimentaux du premier, que nous considérons d'ailleurs comme exacts, n'infirmen en rien, à priori, ceux obtenus par le second avec un mode opératoire différent.

D'autre part y a-t-il désaccord entre les données expérimentales de PALLADINE et celles de ZIEGENBEIN comme le laisse supposer BLANC ? Rien n'est moins certain, car là encore la comparaison brutale est sujette à caution. ZIEGENBEIN, en effet, pour un passage brusque de 30° à 15° ou 20° après 5 heures de séjour à la température supérieure, n'a pas constaté de variations dans l'émission du gaz carbonique ; or, en dehors même de l'influence de la durée de l'exposition, ce résultat peut ne pas être en contradiction avec celui de PALLADINE, car une température de 30° ne peut être considérée comme une température haute, tout au moins elle peut très bien n'avoir pas d'action sur l'état des plantes, tandis qu'à 36° on se rapproche beaucoup plus des températures que l'on peut qualifier de critiques pour les végétaux de nos régions, tels que la Fève et le Lupin. Une action excitatrice, si elle existe, peut très bien ne se faire sentir qu'à partir d'un certain degré thermique, variable d'ailleurs avec l'espèce considérée.

A 42°-45° les Lupins utilisés par ZIEGENBEIN devaient se trouver dans des conditions de vie très précaires pouvant avoir modifié l'état chimique ou les caractères physico-chimiques de la substance vivante, au point de mettre ces végétaux dans une sorte d'état pré-mortel d'où un retour à une température plus basse ne les enlèverait point. C'est peut-être là la raison de l'effet inhibiteur constaté après séjour à de telles températures.

En résumé, si l'on s'en rapporte aux résultats contradictoires acquis jusqu'à présent, on ne peut conclure à une action certaine des alternances de température sur la respiration des organes végétaux, tels que germinations, fragments de tiges ou feuilles. Par contre les expériences de ZALENSKI, de MULLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI concordent et montrent nettement l'influence des températures élevées subies antérieure-

ment par les bulbes et les tubercules sur leur respiration normale.

Les plantes en période de vie active se comporteraient-elles au point de vue respiratoire d'une manière autre que les organes végétaux en vie ralentie, vis-à-vis des changements plus ou moins brusques de température ? Ou bien y a-t-il une règle générale à laquelle obéissent tous les organismes végétaux quand ils ont eu à subir une exposition à des températures extrêmes ?

La réponse à ces questions exige la reprise, sur germinations, des expériences de PALLADINE et de ZIEGENBEIN, en tenant compte des critiques qui leur ont été faites et en évitant, ce que n'avait pas fait BLANC, le passage trop brusque d'une température à une autre très différente ; et de plus, en ayant soin, pour chaque température utilisée, d'employer un temps de séjour assez long pour permettre, surtout avant les mesures comparatives d'intensité respiratoire, l'établissement de l'équilibre thermique entre le végétal et le milieu ambiant, temps qui doit être en rapport avec la nature et les dimensions des échantillons.

Si les expériences de ZALENSKI, MULLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI sont exactes, elles ont besoin d'être complétées pour étudier la marche du phénomène et pour voir notamment la durée de l'action excitatrice des températures élevées subies antérieurement. En outre avec les températures basses il nous paraît nécessaire de rechercher s'il n'y a vraiment aucune action sur le processus respiratoire des bulbes et des tubercules comme l'ont signalé ces derniers auteurs.

Enfin, sujet qui n'a jamais été abordé d'une façon précise, il paraît intéressant d'étudier, dans le même ordre d'idées, la répercussion, sur l'intensité des échanges gazeux des plantes de plein air, des alternances de périodes chaudes ou froides qu'elles subissent naturellement du fait des variations climatiques.

Tel sera l'objet des recherches exposées dans cette partie du présent chapitre.

§ II. — CHOIX ET PREPARATION DU MATERIEL

Comme végétaux en période de vie active, nous nous sommes adressé à des germinations de *Vicia Faba*, dans le but de reprendre les expériences de PALLADINE, tout en les modifiant au point de vue technique, en conformité avec les objections de BLANC au sujet de l'état du matériel employé. A cet effet, au lieu de nous servir de fragments de jeunes plantes que l'on entretient vivants en les plaçant sur solution sucrée, nous avons employé des plantes entières, afin de diminuer, ou tout au moins d'atténuer en grande partie, les modifications possibles dues à la croissance au cours des expériences. Nous adressant à des germinations âgées de plusieurs semaines, les parties terminales, celles où la croissance est importante, se trouvent rentrer pour une part assez faible dans le poids total et il s'en suit que l'accroissement en masse qui peut se produire pendant l'expérience est quantité négligeable.

On peut objecter que, n'opérant pas dans les diverses expériences avec les mêmes échantillons, on enlève de la valeur aux mesures comparatives, et qu'en particulier les différences individuelles peuvent se faire sentir et troubler les résultats ; mais comme nous avons fait appel pour nos mesures à des exemplaires de Fève provenant d'un même semis, que, d'autre part, les plantes ont été choisies parmi celles présentant des dimensions et des poids presque identiques, et qu'en outre dans chaque lot il y avait toujours plusieurs sujets, on peut penser que les différences individuelles doivent se compenser en grande partie les unes et les autres.

Nous avons aussi utilisé des pieds d'*Allium Porrum* provenant d'un même semis et de même taille, groupés par lots comprenant 5 à 6 exemplaires.

Des tentatives expérimentales ont été faites à températures élevées avec des germinations de *Lupinus albus* et de *Zea Mays* faites en pots et cultivées en serre ; elles n'ont pas donné de résultats satisfaisants comme nous le verrons dans la suite de notre exposé.

Les organes en vie ralentie offrent sur ceux qui sont en période de développement l'avantage de ne pas présenter le phénomène de croissance et par conséquent de ne pas subir de modifications importantes dans le poids. De plus, étant ordinairement plus résistants, plus faciles à manier, et offrant des réserves abondantes, les mêmes individus peuvent être utilisés dans une série expérimentale d'assez longue durée, ce qui augmente la valeur des mesures. Dans cette catégorie d'organismes, notre choix a porté sur les bulbes d'Oignon et sur les tubercules de Pomme de terre qui ont été utilisés en hiver, les premiers pendant le mois de mars, les tubercules en janvier et en février. Le choix de l'époque a son importance, surtout pour les tubercules de Pomme de terre. En effet, l'examen des données expérimentales de MULLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI montre que dans des conditions thermiques moyennes, l'intensité respiratoire des organes souterrains de *Solanum tuberosum*, si elle varie peu en janvier et en février, subit, en mars, une augmentation assez importante comparativement à ce qu'elle était dans les mois précédents, et qu'ensuite elle baisse très rapidement d'une manière sensible et continue ; si bien qu'à 19°-20°, par exemple, les auteurs ont noté le 13 mars une émission de 21 à 22 mgr. de CO² par kilogr. de poids frais, tandis que le 28 mars elle n'était plus, toutes choses égales d'ailleurs, que de 14 mgr. 2.

Nous avons utilisé, comme bulbes et comme tubercules, des exemplaires assez petits afin de pouvoir assurer avec de tels organes, très rapidement, l'équilibre thermique entre les régions internes et le milieu ambiant.

A cet égard, on peut reprocher à ZALENSKI d'avoir employé des bulbes trop gros, c'est ainsi que dans une de ses expériences six bulbes de Glaïeul pesaient 231 gr., soit près de 40 gr. chacun. On peut supposer avec raison, et certaines de nos constatations confirment cette hypothèse, qu'après 2 heures et demie de séjour à la température de 38°8, la région centrale des bulbes n'avait pas encore atteint le degré thermique indiqué dans sa mesure.

Pour étudier l'influence possible des variations climati-

ques sur la respiration des végétaux de pleine terre, il est nécessaire de s'adresser à des plantes pouvant fournir, d'une façon presque continue un matériel abondant, sinon on ne peut suivre, à intervalles courts, la marche du processus respiratoire. Les plantes employées doivent présenter d'autre part, surtout vis-à-vis des périodes froides, une grande résistance aux températures extrêmes. C'est pourquoi nous avons fait choix, pour l'étude de l'action des vagues de froid sur la respiration, d'organes foliaires appartenant à des arbustes à feuilles persistantes, *Prunus Laurocerasus* et *Hedera Helix*, dont les feuilles conservent, en hiver, une énergie respiratoire assez forte pour être mesurée. Nous avons à notre disposition un nombre d'individus, vivant au même endroit, suffisant pour nous permettre une quantité considérable de mesures.

Les constatations expérimentales faites après des périodes de fortes chaleurs l'ont été sur des plantes entières cultivées en plein air et appartenant à des espèces variées : *Lupinus albus*, *Vicia Faba* et *Impatiens parviflora*.

Les limbes foliaires, comme les végétaux verts pris en totalité, dont nous avons apprécié l'intensité respiratoire, étaient récoltés au début de l'après-midi, c'est-à-dire à un moment de la journée où les réserves en substances hydrocarbonées sont suffisantes pour assurer pendant les heures d'expérience une respiration normale.

Après récolte, les plantes ou les feuilles étaient transportées dans la pièce où devait se faire la mesure ; elles y restaient sans subir de manipulations environ 1 heure et demie, temps jugé nécessaire et suffisant pour assurer la mise en équilibre thermique avec l'air de la pièce.

Quand nous nous sommes servi de plantes entières, munies de leurs racines, celles-ci étaient débarrassées par lavage à l'eau et nettoyage soigné de toutes les particules terreuses y adhérant. Lorsqu'il s'agissait seulement de limbes foliaires, ils étaient avant emploi convenablement essuyés pour enlever les poussières et, les jours de pluie, l'eau se trouvant encore à leur surface. Le nettoyage permet un meilleur fonctionnement des

stomates, car les corps étrangers peuvent en effet gêner les échanges gazeux.

Les organes dont on voulait mesurer l'intensité respiratoire étaient pesés après leur nettoyage, immédiatement avant la mise en expérience. Au point de vue de la quantité, le nombre et le poids des végétaux étaient en rapport avec l'activité respiratoire. Le poids était toujours suffisant pour assurer pendant la durée de la mesure une émission de gaz carbonique assez importante pour être déterminée, par pesée, sans erreur relative appréciable.

§ III. — MESURE DE LA RESPIRATION

L'intensité respiratoire des différents échantillons a été établie à l'obscurité en employant la méthode de déplacement avec absorption du gaz carbonique émis par une solution de potasse, en rapportant, soit au poids sec, soit au poids frais, et à l'heure le CO^2 dégagé.

La technique utilisée a été la suivante.

Les organismes dont nous voulions déterminer l'intensité respiratoire étaient enfermés dans des récipients bien étanches, suffisamment grands pour n'avoir pas à procéder, même avec des plantes entières, à des sectionnements qui en occasionnant des blessures provoquent des perturbations dans les échanges gazeux. Le récipient renfermant les plantes était soigneusement fermé à l'aide d'un bouchon de caoutchouc percé et muni de deux tubes de verre pour l'arrivée et la sortie de l'air ; il était convenablement lesté et immergé dans l'eau du thermostat réglé à la température constante de 20° , température à laquelle toutes nos mesures ont été faites. L'air avant d'entrer en contact avec les végétaux était débarrassé au préalable du gaz carbonique, qu'il renferme toujours, par barbotage dans une solution de potasse à 50 p. 100 renfermée dans deux flacons laveurs. Un troisième flacon laveur contenant de l'eau était intercalé entre les flacons à potasse et le récipient renfermant les plantes. En passant dans ce flacon, l'air se chargeait d'humidité ; un air trop sec en provoquant une transpiration trop

intense, et par suite une importante perte d'eau par les organes végétaux, nuit en effet à la régularité des échanges. Bien que la température de la pièce où nous opérions ait toujours été à 18°-20°, pour éviter un refroidissement même léger de la température de la chambre respiratoire lors de l'arrivée de l'air, celui-ci, avant d'entrer, circulait dans un long serpentin de verre immergé dans le thermostat.

L'air chargé de gaz carbonique provenant de la respiration des plantes passait dans deux flacons laveurs à acide sulfurique pour y laisser sa vapeur d'eau ; ensuite il circulait dans une série de 4 absorbeurs de BENDER-HOBEIN modifiés, munis latéralement d'une boule de CLOEZ de sûreté. Les deux premiers, chargés d'absorber le gaz carbonique renfermaient une solution de potasse, les deux autres contenaient de l'acide sulfurique concentré et retenant l'eau perdue par la solution de potasse au cours du passage de l'air. La différence des poids de ces absorbeurs établis au début et à la fin de la mesure donnait la quantité de gaz carbonique émis par les végétaux.

Le passage de l'air dans tout l'appareil était assuré par le fonctionnement d'une trompe à eau placée à la suite des absorbeurs de BENDER-HOBEIN et réglée de façon convenable afin que la vitesse du courant fût sensiblement la même dans toutes les mesures. En intercalant entre les barboteurs et la trompe un flacon de sûreté on facilite la régulation du débit et on évite les départs ou les arrêts trop brusques qui peuvent provoquer le passage des liquides d'un barboteur dans un autre.

Pour les pesées des barboteurs nous nous servions d'une balance à amortisseur à air et à lecture directe donnant le dixième de milligramme.

La durée des mesures variait suivant les cas de 3 à 4 heures.

En dehors du temps de séjour préalable des échantillons d'expérience dans la pièce où se faisait la mesure, celle-ci ne commençait pas immédiatement après l'introduction des plantes dans le thermostat. Pour assurer un équilibre thermique rigoureux, ce n'est qu'après une circulation d'air de 30 à 60

minutes que les absorbeurs à potasse et à acide sulfurique étaient intercalés dans le circuit.

Il va de soi que de telles mesures ne peuvent être considérées comme valables que si à la fin de l'expérience le matériel vivant employé est encore en parfait état de fraîcheur. Aucune altération ne se produit si les différentes opérations, prélèvement, nettoyage, mise en flacon, etc., sont faites avec soin et si on ne prolonge pas trop la durée de la mesure.

Il est facile de se rendre compte, par des mesures de contrôle, qu'avec des plantes vertes, aussi bien qu'avec des organes souterrains, aux températures moyennes, les échanges gazeux se font régulièrement ; d'une heure à l'autre les variations dans l'émission du gaz carbonique sont très faibles et la respiration peut se maintenir constante pendant un temps beaucoup plus long que celui que nous avons employé dans nos mesures.

§ IV. — RESULTATS EXPERIMENTAUX

Pour faciliter l'exposition des détails particuliers et des résultats de nos expériences, les recherches que nous avons entreprises seront réparties en trois séries : la première comprenant les expériences se rapportant à l'action des températures basses subies antérieurement par les végétaux ; la deuxième ayant trait à celles faites pour étudier l'influence des séjours plus ou moins prolongés aux températures élevées ; la dernière série sera consacrée aux constatations faites sur la respiration des plantes ayant subi naturellement l'action des vagues de froid ou de périodes de forte chaleur.

a) ACTION DES TEMPERATURES BASSES
SUBIES ANTERIEUREMENT

— EXPERIENCES SUR *VICIA FABA*.

Au début de mars 1928, un lot de germinations de Fève, variété à grosses graines, âgées de 7 à 8 semaines, cultivées en pots et en serre tempérée, a été transporté dans une pièce froide où les plantes sont restées huit jours en bonne lumière, temps pendant lequel la température a oscillé entre 3° et 9°. Au début de l'après-midi, 6 de ces Fèves sensiblement de même taille, et pesant 86 gr., soit un poids de 14,3 gr. par unité, ont été, après dépotage et lavage des racines, mises dans une pièce à 20°. Après une heure de séjour, la mesure de la respiration à cette température a donné en 3 heures 64 mgr. 5 de CO², ce qui représente, rapportée au poids frais et à l'heure, une intensité respiratoire égale à 0,250.

Le même jour où cette mesure a été faite, parmi les autres plantes restées dans la serre où avait eu lieu la culture, six exemplaires de *Vicia Faba* exactement de même poids que les précédentes, 86 gr., ont été prélevés; mis à respirer pendant 3 heures, à 20°, ils ont fourni 63 mgr. 9 de CO², soit 0,247 mgr. par heure et par gramme frais.

La comparaison des intensités respiratoires, 0,250 d'une part et 0,247 d'autre part, montre qu'il n'y a pas eu d'excitation due au séjour de 8 jours à une basse température. Ces résultats sont en contradiction avec ceux de PALLADINE qui a noté chez la Fève une notable augmentation de la respiration après un séjour de plusieurs jours à une température de 7° à 12°.

Quinze jours plus tard, 4 plants de *Vicia Faba* de même provenance que les précédents, mais à ce moment-là un peu plus développés comme l'indique le poids total de 71 gr. 8, ayant séjourné, avant la mesure à 20°, quatre jours dans une pièce où la température a présenté un minimum de —1° et un maximum de 4°, — les plantes étaient d'ailleurs en parfait état de végétation — ont donné pour une période de respiration

de trois heures, faite dans les mêmes conditions, et aux mêmes heures de la journée, une émission de CO^2 pesant 48 mgr. 1, soit par heure et par gramme de substance fraîche 0 mgr. 223.

Ce chiffre voisin des précédents, mais plus faible, ne doit pas nous surprendre, puisqu'il a été obtenu avec des échantillons un peu plus âgés. En tout cas, il confirme l'observation précédente. Le séjour, même prolongé, à une température voisine de 0° , n'apporte chez la Fève aucune modification de l'intensité respiratoire.

— EXPERIENCES SUR TUBERCULES DE POMME DE TERRE.

LOT I. — Le 24 janvier 1927, 16 tubercules sensiblement de même grosseur et pesant 650 gr. ont été prélevés dans une cave où ils séjournèrent depuis plusieurs semaines à une température moyenne et à peu près constante de 12° - 13° . Ils ont été mis au laboratoire, à la température de 20° - 22° , pendant 6 jours. Mis à respirer à 20° suivant la méthode signalée plus haut, ils ont donné en 3 heures et demie 25 mgr. 2 de CO^2 , soit 1 mgr. 10 par 100 gr. frais et par heure.

Nous signalerons en passant que ZIEGENBEIN a trouvé pour ces organes une intensité correspondante de 2,2, soit le double de celle que nous avons obtenue. L'auteur ne fournissant pas d'indication sur la date de l'expérience et le poids des tubercules, il est fort probable que cette divergence d'intensité est en rapport avec l'époque de l'année et peut-être aussi avec la grosseur des pommes de terre employées dans les mesures. D'un autre côté, à 20° , MULLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI, au début de février, ont indiqué une émission de CO^2 de 0 mgr. 6 à 0 mgr. 8 par 100 grammes frais.

Le 31 janvier, après 13 jours de séjour à 20° - 22° , le poids de ces mêmes tubercules était de 643 gr., l'intensité respiratoire calculée après 4 heures de mesure a été trouvée égale à 1,16, chiffre qui montre bien que la respiration était constante.

Ce même jour, les tubercules ont été portés à la glacière, à la température de 4° , où ils sont restés jusqu'au 8 février. Retirés à cette date à 9 h. du matin, ils sont restés à la tem-

pérature moyenne de 20° jusqu'à 15 h. ; ce séjour était suffisant pour établir l'équilibre thermique entre la partie centrale des tubercules et le milieu ambiant. Il est d'ailleurs facile de vérifier qu'il en est bien ainsi en plaçant le réservoir d'un thermomètre au centre d'un tubercule témoin de même taille. A la température de 20°, les tubercules ont donné, en 4 heures, 74 mgr. 5 de CO²; comme leur poids était alors de 641 gr., cette émission de gaz carbonique représente une intensité respiratoire de 2 mgr. 9 par heure et par 100 gr. de substance, par conséquent une intensité deux fois et demie plus forte que celle observée avant le séjour à la température basse de 4°.

Il était intéressant de voir si cette excitation n'était, ou bien que passagère, et dans ce cas, quelle pouvait être sa durée ; ou bien définitive, ce qui indiquerait alors une modification totale ou partielle des tissus.

A cet effet nous avons suivi, jour par jour, la respiration du lot de tubercules après le séjour à la glacière.

Le 10 février, donc 48 heures après la sortie de la glacière, le poids des pommes de terre était de 638 gr. 3 ; en deux jours à 20° le lot avait donc subi une perte de poids de 2 gr. 7, alors qu'en 8 jours à 4° il n'avait perdu que 2 gr. Cette différence provient sans doute, non seulement de la perte d'eau, mais d'une consommation journalière moins importante des réserves dans le deuxième cas que dans le premier. La quantité horaire de CO² dégagé à 20° a été au bout de ces 48 heures de 2 mgr. 31 par 100 gr. frais. Donc, malgré le retour, depuis deux jours, à la température moyenne, l'intensité respiratoire était encore beaucoup plus élevée qu'avant l'action prolongée de la basse température. On note cependant une légère tendance vers la reprise de l'intensité normale. Le 11 février, les 16 tubercules pesant alors 637 gr. 3 ont donné en 4 heures de respiration 47 mgr. 4 de CO², soit une moyenne horaire de 1 mgr. 85 par 100 gr. de substance ; l'intensité tendait donc nettement à reprendre sa valeur primitive. Le lendemain, l'activité respiratoire était représentée par le chiffre de 1,53.

Dans les mêmes conditions expérimentales, le 13 février,

le débit horaire du gaz carbonique est tombé à 1 mgr. 37; le 14 il était de 1 mgr. 20 et le poids du lot de 634 gr.

Ainsi donc 6 jours après le séjour à une température basse les pommes de terre ont présenté une intensité respiratoire égale à celle qu'elles avaient montrée au début de l'expérience avant toute action de température extrême.

A partir de ce moment l'émission du gaz carbonique augmenta légèrement comme l'accuse le chiffre de 1,46 qui correspond à l'activité respiratoire du 15 février. Le lendemain l'émission horaire de 1 mgr. 35 de CO_2 par 100 gr. de tubercules frais parut indiquer une stabilisation de la respiration autour d'un chiffre légèrement supérieur à celui qui avait été noté antérieurement à la période de refroidissement subie par les pommes de terre.

Quoiqu'il en soit de cette légère augmentation finale, qui, après tout, si l'on tient compte des observations des auteurs précédents, est peut-être normale et saisonnière, il n'en reste pas moins que le séjour à la glacière a provoqué une très nette stimulation de l'intensité respiratoire, ce qui est en opposition avec les résultats de MÜLLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI. Faut-il attribuer cette différence de comportement des mêmes organes à la durée plus longue d'exposition à basse température que nous avons employée dans nos expériences ? C'est évidemment probable ; il y aurait donc là intervention du facteur temps.

Les données correspondant à cette série expérimentale sont consignées dans le tableau I; les chiffres font ressortir l'accroissement de l'activité respiratoire des tubercules de Pomme de terre immédiatement consécutif au séjour prolongé à une basse température, et l'existence d'un phénomène rémanent qui fait que l'intensité du processus respiratoire ne reprend sa valeur normale que progressivement, et après un retour d'une durée de plusieurs jours à la température moyenne de 20°.

TABLEAU I

Tubercules de Pomme de terre.

Température 20°.

Date	Poids des tubercules en gr.	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par heure et par 100 gr. frais
24 Janvier..	650	3.30	25.2	7.20	1.10
31 — ..	643	4	30.0	7.50	1.16
Séjour à 4°					
8 Février..	641	4	74.5	18.62	2.90
10 — ..	638.3	4	59.1	14.77	2.31
11 — ..	637.3	4	47.4	11.85	1.85
12 — ..	636.2	4	39.0	9.75	1.53
13 — ..	635	4	35.0	8.75	1.37
14 — ..	634	4	30.6	7.65	1.20
15 — ..	633	4	37.2	9.30	1.46
16 — ..	632	4	34.2	8.55	1.35

b) INFLUENCE D'UN SEJOUR A HAUTE TEMPERATURE

Les constatations expérimentales qui vont suivre ont été faites sur divers végétaux verts pris en totalité, germinations de *Lupinus albus* et de *Zea Mays*, pieds d'*Allium Porrum*, ainsi que sur tubercules de *Solanum tuberosum* et sur bulbes d'*Allium Ceba*.

Les germinations étaient âgées de 2 mois à 2 mois et demi; les Poireaux provenaient d'un même semis. Les tubercules de Pomme de terre étaient identiques à ceux utilisés dans les mesures précédentes; quant aux bulbes d'Oignon ils appartenaient à la variété jaune de Mulhouse qui fournit des spécimens très petits et dont par conséquent le réchauffement de tous les tissus, même les plus internes, peut se faire en un temps très court, ce qui est un avantage pour le genre des recherches que nous avons entreprises.

— EXPERIENCES SUR VEGETAUX VERTS.

Des lots de germinations en pots de Lupin et de Maïs ont été laissés, d'une façon constante, à l'étuve 36°-37°. La terre était arrosée avec de l'eau à même température de façon à entretenir un degré d'humidité suffisant. Au bout d'une quarantaine d'heures les Lupins étaient fanés et les Maïs présentaient un jaunissement assez important des feuilles, si bien qu'avec ces plantes et dans de telles conditions nous n'avons pu faire de mesures de respiration.

A la suite de l'échec d'un tel procédé nous avons opéré, au cours d'une période chaude estivale, avec des pieds d'*Allium Porrum* de la façon suivante. Deux lots de Poireaux sensiblement de même taille, ont été placés, le premier pendant 4 jours et demi dans une pièce éclairée à la température de 20°-21°; le second dans une étuve obscure dont chaque jour de 12 h. à 19 h., nous retirions les pots pour les placer dans une serre chaude, à la lumière, afin d'assurer le fonctionnement de l'assimilation chlorophyllienne; ce deuxième lot, pendant 3 jours et demi, tant à l'étuve que dans la serre, a toujours été à une température comprise entre 32° et 37°. Dans l'un et l'autre cas le substratum était maintenu à bonne humidité par des arrosages journaliers avec de l'eau portée à la température de l'expérience.

Au bout des temps de séjour indiqués, les mesures d'intensité respiratoire faites dans des conditions identiques, ont donné à la température de 20°, le chiffre de 0 mgr. 215 de CO² par gr. frais pour les plantes qui étaient toujours restées à une température voisine de 20°, et de 0 mgr 175 pour celles ayant subi pendant 85 heures les températures élevées. Bien entendu la mesure de 20° de la respiration de ces dernières plantes n'a été faite qu'après une remise des Poireaux à la température moyenne pendant environ 3 heures.

Cette dernière expérience indique une diminution d'environ 20 p. 100 de l'intensité respiratoire normale par suite d'un séjour antérieur à une température élevée. Est-elle convain-

cante ? L'abaissement de la respiration ne serait-il pas le fait du séjour dans l'atmosphère sèche de l'étuve qui provoque une active transpiration entraînant pour la plante une perte en eau que ne compense peut-être pas l'absorption par les racines ? Pour éviter cette objection nous avons procédé comme il suit, en hiver, avec un autre lot d'*Allium Porrum* de petite taille.

Six Poireaux ont été mis en pot et en serre tempérée pendant une quinzaine de jours ; au bout de ce temps nous les avons placés dans une grande étuve en employant le dispositif suivant. Le pot était disposé au centre d'un cristalliseur contenant un peu d'eau, et à l'intérieur d'une cloche ouverte à la partie supérieure. Par l'ouverture de la cloche passait un tuyau de caoutchouc branché sur une trompe à eau placée au voisinage du thermostat et réglée de façon à assurer une aération lente et continue à l'intérieur de la cloche. L'étuve était constamment éclairée par une lampe électrique de 100 bougies. Un thermomètre placé près des plantes renseignait sur la température qui régnait à l'intérieur de la cloche, température qui pendant le temps où les plantes sont restées dans le thermostat a été de 32°-35°.

Un tel dispositif permet l'entretien de l'humidité dans l'atmosphère où vivent les plantes.

Au bout de 50 heures de séjour, l'étuve a été ramenée progressivement de 33° à 20° environ ; après quoi les plantes ont été déterrées et les racines lavées, puis débarrassées de l'eau superficielle à l'aide de papier filtre. Après pesée, elles ont été mises dans le flacon servant aux mesures, et l'intensité respiratoire, à l'obscurité, a été déterminée par la méthode habituelle pour une période de 3 heures à la température de 18°-19°. Après la mesure les Poireaux ont été coupés en petits fragments et portés à l'étuve à 105°-110° pour l'établissement du poids sec et de la teneur en eau. Les chiffres expérimentaux ont été les suivants :

Poids frais : 34 gr. 20.

Poids sec : 2 gr. 7321.

Teneur en eau : 92,02 p. 100.

CO² dégagé en 3 heures : 18 mgr. 8.

Intensité respiratoire par gr. frais et par heure : 0,183.

» » » gr. sec » » : 2,29.

Six Poireaux identiques aux précédents et vivant comme eux depuis 15 jours en serre tempérée ont été placés, exactement dans les mêmes conditions de lumière et d'aération, dans le thermostat à 19° ; ils y sont restés 50 heures. Au bout de ce temps le même procédé opératoire de mesure de la respiration nous a fourni les données ci-dessous :

Poids frais : 35 gr. 65.

Poids sec : 3 gr. 1839.

Teneur en eau : 91,07 p. 100.

CO² dégagé en 3 heures : 20 mgr. 1.

Intensité respiratoire par gr. frais et par heure : 0,187.

» » » » sec » » » : 2,10.

Ainsi dans les conditions expérimentales qui nous paraissent les plus rigoureuses au point de vue comparatif, un séjour d'environ 2 jours à la température déjà élevée de 32°-35° n'a pas d'influence marquée sur l'intensité des échanges gazeux, quoique semblaient le prouver les expériences de PALLADINE.

— EXPERIENCES SUR TUBERCULES DE POMME DE TERRE.

LOT II. — Ce lot comprenait 16 tubercules pesant 656 gr. qui séjournaient depuis 6 jours à une température moyenne de 21°. Le 24 janvier, à 20°, ils ont fourni, en 3 heures et demie, 27 mgr. 3 de CO², soit 1 mgr. 18 par heure et par 100 gr. frais ; l'intensité respiratoire était donc, à ce moment, identique à celle présentée dans les mêmes conditions par les tubercules utilisés dans les précédentes expériences.

Ces tubercules ont été alors mis dans une étuve obscure, à 36°-37°, jusqu'au 31 janvier, donc pendant 7 jours. Ce jour-là, ils ont été retirés du thermostat et laissés pendant 2 heures 15 à la température du laboratoire ; leur intensité

respiratoire, déterminée à 20°, s'est élevée à 1 mgr. 92 de gaz carbonique émis par heure, marquant une augmentation très nette de la valeur primitive des échanges. Mais on peut objecter que le temps de 2 heures 15 n'est peut-être pas suffisant pour que les régions internes des tubercules soient ramenées exactement, et dès le début de la mesure, à la température où celle-ci était faite ; ce qui pourrait expliquer l'augmentation constatée dans l'émission horaire du gaz carbonique. C'est pourquoi, après cette mesure, nous avons reporté les tubercules à l'étuve où ils sont restés, à nouveau à 36°-37°, jusqu'au 2 février. A cette date, ils pesaient 631 gr. Remis à 20° nous avons pu constater au bout de 4 heures, à l'aide d'un thermomètre dont le réservoir était enfoncé dans la région centrale d'un tubercule témoin, que la température interne était rigoureusement égale à celle du milieu ambiant. L'équilibre thermique étant certain, nous avons procédé à la détermination de l'activité respiratoire; elle nous a fourni le chiffre de 1,64, supérieur de 40 p. 100 à celui que présentaient les tubercules avant l'action prolongée de la température élevée.

Comme pour la recherche de l'influence des températures basses nous avons suivi ensuite la marche du phénomène en mesurant chaque jour la respiration. Les résultats de nos mesures figurent dans le tableau II.

L'examen des chiffres de ce tableau montre que la respiration après avoir subi une forte augmentation consécutive au séjour à température élevée, a tendance, en baissant progressivement, à reprendre les jours suivants son intensité primitive. Toutefois, le retour à la respiration normale ne se produit pas, car quelques jours après la sortie de l'étuve, on observe une recrudescence de l'activité respiratoire, suivie d'une stabilisation de l'intensité des échanges gazeux à un chiffre plus élevé que celui obtenu dans les mesures antérieures au réchauffement. Le relèvement final de la respiration est d'ailleurs en corrélation avec un léger grossissement des bourgeons que nous avons constaté quelques jours après l'exposition à 37°.

TABLEAU II

Tubercules de Pomme de terre.

Température 20°.

Date	Poids des tubercules en gr.	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par heure et par 100 gr. frais)
24 Janvier..	656	3.30	27.3	7.80	1.18
Séjour à l'étuve 36°-37°					
31 Janvier..	635	4	48.9	12.22	1.92
Séjour à l'étuve 36°-37°					
2 Février..	631	4	41.4	10.35	1.64
3 — ..	630	4	36.6	9.15	1.45
4 — ..	629	4	34.6	8.65	1.37
5 — ..	628	4	40.0	10.0	1.59
6 — ..	626.5	4	39.7	9.92	1.58

LOT III. — On trouvera dans le tableau III les données expérimentales se rapportant à un lot de 20 pommes de terre pesant 791 gr. au moment de la mise en expérience, le 16 février, après quelques jours de séjour au laboratoire. Elles présentaient alors de très petits bourgeons et leur intensité respiratoire était représentée par une émission horaire de 1 mgr. 49 de CO² par 100 gr. de poids frais. Cette différence d'intensité avec les échantillons du lot II provenait probablement des dimensions plus petites des tubercules. Le 16 février, à 21 h., les tubercules ont été portés à l'étuve où la température s'est maintenue à 40°-42° jusqu'à 9 h. le lendemain matin. Ce jour-là, entre 9 h. et 12 h., la température est passée progressivement de 42° à 47°. A ce moment les pommes de terre ont été retirées du thermostat ; la température interne prise dans un tubercule témoin, indépendant du lot, était de 44°5. Nous avons laissé les pommes de terre à la température du laboratoire jusqu'à 17 h. et nous avons établi ensuite, après 4 heures de mesure, l'intensité respiratoire qui s'est montrée, à 20°, égale à 2,93, donc double de ce qu'elle était la veille.

Le lendemain, 18 février, quoique les tubercules fussent

toujours restés à une température moyenne, ils ont fourni, à 20°, par heure et par 100 gr. de substance, 3 mgr. 04 de gaz carbonique. Ainsi donc, non seulement l'augmentation de l'activité respiratoire se fait sentir assez longtemps après le séjour à haute température, mais, dans certains cas, elle peut même être plus importante le deuxième jour qui suit le réchauffement que le premier. Pareille constatation avait déjà été faite par MULLER-THURGAU.

Le lendemain l'intensité respiratoire des tubercules est revenue au chiffre normal, puis elle a continué à baisser les jours suivants pour se stabiliser entre le 22 et le 27 février autour de 0,90.

Le séjour de quelques heures à une température élevée, très voisine sans doute de la température mortelle, a donc eu pour effet, d'abord une stimulation très manifeste de la respiration qui a été suivie ensuite d'une chute importante, et qui paraît permanente, de l'intensité respiratoire.

Cette baisse de la respiration pourrait faire croire à une altération des tissus par la chaleur, mais nous avons pu constater qu'après le traitement les tubercules ne semblaient pas avoir souffert. Bien mieux, les bourgeons s'étaient légèrement développés, ce qui ne se serait pas produit s'il y avait eu altération superficielle des tubercules, puisque les bourgeons ont une origine exogène. Nous avons d'ailleurs conservé les pommes de terre qui avaient servi dans nos expériences, et deux mois plus tard, tous les tubercules présentaient des jeunes pousses d'aspect tout à fait normal.

A la suite de leurs expériences MULLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI indiquent la température de 38° comme étant la température minima nécessaire pour provoquer l'excitation du processus respiratoire chez les tubercules de Pomme de terre. Nos expériences montrent que ce minimum ne peut pas être défini si on ne tient pas compte de la durée d'exposition. Une stimulation très nette peut, comme nous l'avons vu, être mise en évidence après un séjour de plusieurs jours à la température de 36°-37°. Il est possible que le phénomène puisse se manifester pour un degré thermique encore moins élevé si

TABLEAU III

Tubercules de Pomme de terre.

Température 20°.

Date	Poids des tubercules en gr.	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire (mgr. CO ² dégagé par heure et par 100 gr.)
16 Février..	791	4	47,4	11.85	1.49
Séjour à l'étuve 40°-42° et 42°-47°					
17 Février..	787.2	4	92.3	23.07	2.93
18 — ..	786.7	4	94.9	23.96	3.04
19 — ..	785.3	4	46.5	11.62	1.47
20 — ..	784.0	4	42.6	10.65	1.35
22 — ..	781.0	4	28.9	7.22	0.92
25 — ..	776.8	4.30	28.1	6.24	0.80
27 — ..	773.3	4	29.3	7.33	0.94

on employait un temps suffisant d'exposition. Le seuil thermique où l'action stimulante apparaît doit être sous la dépendance de la durée du séjour aux températures extrêmes ; en outre, il est très probablement spécifique, peut-être même caractéristique de l'organe considéré.

— EXPERIENCES SUR TUBERCULES D'OIGNON.

1°) De très petits bulbes d'Oignon de la variété jaune de Mulhouse, au nombre de 260, sensiblement de même taille, pesant 239 gr., soit donc seulement 0 gr. 901 comme poids moyen de l'unité, étaient depuis 11 jours à la température du laboratoire. Ils ont été portés entre 9 h. et 9 h. 30 à la température de 29°5, à laquelle ils sont restés. De 10 h. à midi, mis à respirer, ils ont fourni 18 mgr. 9 de gaz carbonique, c'est-à-dire 3 mgr. 95 par heure et par 100 gr. frais.

Le même jour, de 14 h. 30 à 16 h. 30, ces bulbes ont été mis au thermostat à 42°, après quoi jusqu'au lendemain nous les avons remis à 25°. Portés à nouveau à la température de 29°-30°, la mesure de la respiration a alors donné en 2 heures

et demie 38 mgr. 2 de CO_2 , ce qui représente, comme le poids était alors de 237 gr. 8, une intensité horaire égale à 6,42 rapportée à l'hectogramme de substance fraîche.

La comparaison des chiffres : 6,42 et 3,95, établis à un même degré thermique, fait ressortir une augmentation de plus de 60 p. 100 manifestée par la respiration des Oignons à la suite d'un séjour de 2 heures à 42° . Le phénomène est donc aussi net que dans les expériences faites avec tubercules de Pomme de terre.

2°) On trouvera dans le tableau IV la totalité des données expérimentales obtenues avec un autre lot d'Oignons de même variété, mais de poids moyen plus élevé que le précédent, puisque les 100 exemplaires pesaient au début de l'expérience 372 gr.

Les bulbes séjournaient depuis quelques jours à 21° - 22° . Le 9 mars ils furent mis au thermostat dont la température fut portée progressivement à 25° ; après un temps de séjour préalable à cette température, la respiration fut mesurée et l'intensité respiratoire établie de la même manière que précédemment donna le chiffre de 3,55.

Entre 17 h. 30 et 18 h. 15, la température des Oignons fut amenée à $42^\circ 5$ et les bulbes y restèrent jusqu'à 20 h. 30. Après ce réchauffement ils furent remis à la température moyenne de 22° .

Le lendemain matin l'intensité respiratoire était, à 25° , 5,80; le soir elle était encore 5,13. Le réchauffement et le séjour de 2 heures à $42^\circ 5$ avaient donc provoqué une notable augmentation des échanges gazeux. Cette stimulation continua à se manifester les jours suivants, et le 12 mars la respiration, tout en étant, avec une émission de 4 mgr. 52 de CO_2 par heure et par 100 gr. de poids frais, supérieure à ce qu'elle était primitivement, marqua un retour net vers l'intensité normale. Le 14, l'intensité se trouva, avec le chiffre de 2,76, inférieure à celle manifestée avant le séjour à 42° , et les jours suivants, jusqu'au 18 mars, date à laquelle prirent fin nos observations, elle se montra sensiblement la même.

TABLEAU IV

100 bulbes d'Oignon.

Température 25°.

Date	Poids en gr.	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par heure et par 100 gr. frais)
9 mars.	372	3	39.7	13.23	3.55
Séjour de 2 heures 15 à température de 42°5					
10 mars, mat	369.7	3	64.4	21.46	5.80
10 — soir.	369.2	2	37.9	18.95	5.13
12 —	366.5	3	49.8	16.60	4.52
14 —	363.6	3	30.2	10.06	2.76
15 —	362.5	3	30.8	10.26	2.83
16 —	360.8	2.30	29.3	11.72	3.24
18 —	357.3	3	29.4	9.80	2.74

Il résulte de ces expériences sur bulbes d'Oignon qu'un séjour de faible durée à température élevée, 42°-43°, provoque sur l'activité respiratoire normale, comme dans le cas des tubercules de Pomme de terre, une excitation qui se fait sentir pendant plusieurs jours et qui est suivie d'une baisse, paraissant définitive, de l'intensité du processus respiratoire.

c) EFFET DES VAGUES DE FROID ET DES VAGUES DE CHALEUR SUR LA RESPIRATION DES PLANTES DE PLEINE TERRE

Voyons maintenant ce qui se passe chez les Végétaux, pris dans la nature, qui, du fait des variations climatiques, subissent, pendant des périodes de durée variable, des températures que l'on qualifie d'extrêmes.

1°) — INFLUENCE DES PÉRIODES FROIDES

En ce qui concerne l'étude de la répercussion des vagues de froid sur l'intensité respiratoire des végétaux, il est bien

évident qu'il ne faut s'adresser, comme nous l'avons déjà dit, qu'à des plantes pérennantes pouvant résister sans dommages à des froids importants.

Au cours de ces dernières années nous avons été amené à faire à ce sujet de nombreuses observations, d'une part sur les limbes foliaires jeunes ou âgés de *Hedera Helix*, et d'autre part, sur des feuilles de *Prunus Laurocerasus* à différents stades de leur développement.

Toutes les mesures de respiration ont été faites, à l'obscurité, à 20°, avec des limbes foliaires récoltés sur des arbustes vivant au voisinage les uns des autres. Les feuilles étaient prélevées au début de l'après-midi; dans chaque lot elles étaient sensiblement de même âge et de même surface. Comme chaque lot comprenait un nombre assez élevé de limbes, les variations individuelles possibles ne devaient pas avoir grande importance.

FEUILLES AGÉES DE LIERRE. — Deux lots de limbes foliaires récoltés le 14 octobre 1927, nous ont donné, rapportée au gramme de poids sec et à l'heure, une intensité respiratoire égale à 0,577 et à 0,559.

Du 11 au 18 novembre de cette même année, la température s'est abaissée et a présenté des minima variant de 0° à —2°4 le 14. L'intensité respiratoire est alors passée, le 20 novembre, à 0,742, subissant donc, du fait de cette période froide, une augmentation sensible. Si l'on admet d'après les observations de certains physiologistes, qu'en dehors de l'âge il y a normalement une influence saisonnière tendant à faire diminuer l'activité physiologique des végétaux au fur et à mesure que s'approche l'hiver, l'accroissement dû à la période froide serait d'autant plus manifeste.

La température après le 22 novembre étant restée nettement au-dessus de 0°, nous avons suivi les variations de la respiration d'organes semblables à ceux précédemment employés. Le 2 décembre l'intensité était égale à 0,703, indiquant donc une légère baisse par rapport à la précédente mesure, et ainsi une tendance vers la reprise de l'intensité primitive. A

ce moment a commencé une période très froide et de longue durée avec des températures atteignant -13° . Les pétioles des feuilles étaient alors devenus cassants comme du verre. Une telle baisse de la température n'avait pas altéré les feuilles adultes qui ne présentaient aucune de ces taches noires qu'on peut apercevoir, après les fortes gelées, sur les organes foliaires d'autres végétaux.

Le dégel étant survenu le 22 du même mois, nous avons fait, mais seulement le lendemain, et à l'heure habituelle, un prélèvement de feuilles. Celles-ci nous ont fourni, après avoir été amenées progressivement à 20° , un débit horaire de gaz carbonique de 1 mgr. 411 par gramme de substance sèche. Par conséquent le froid intense des jours précédents avait eu pour résultat de doubler la valeur de la respiration.

Les jours suivants ont été caractérisés par une température douce. Le 24 décembre le minimum était de $6^{\circ}6$ et le maximum de $9^{\circ}6$, l'intensité respiratoire est ce jour-là revenue au chiffre de 1,139. Le 27 celle-ci, avec 1,022, a accusé très nettement un retour lent et progressif vers sa valeur normale.

La fin de décembre à partir du 28 a été marquée par une nouvelle vague de froid mais moins importante que la précédente ; la plus basse température notée a été $-5^{\circ}9$ le 30. Les gelées ont continué au début de janvier et nous notons $-5^{\circ}2$ le 3 de ce mois. Le dégel est survenu le 4 janvier, la respiration mesurée le lendemain a fourni le chiffre de 1,113, indiquant, quoique faible, une nouvelle augmentation des échanges gazeux consécutive au refroidissement de la température. Ce jour-là, ainsi que le 6 janvier, la température présenta des maxima allant jusqu'à $9^{\circ}6$, mais les minima observés restèrent cependant au-dessous de 0° ($-0^{\circ}1$ et $-0^{\circ}2$) ; il en résulta que la faible augmentation d'intensité constatée le 5 s'accrut encore un peu et le 9 janvier la respiration s'exprima par le chiffre de 1,144. La température devint ensuite nettement plus douce, puisque le 10 le thermomètre monta à $12^{\circ}8$ sans descendre jusqu'au 16 plus bas que 2° . L'effet se fit sentir dans un retour très manifeste vers l'intensité primitive qui se traduisit par une activité respiratoire égale le 16 janvier à 0,914.

TABEAU V

Hedera Helix (Feuilles âgées).

Température 20°.

Date de la récolte	Nombre de limbes	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Teneur en eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire (mgr. CO ² dégagé par heure)	
								par gr. frais	par gr. sec
14 Octobre 1927...	32	56.21	21.6622	61.46	3	37.5	12.50	0.222	0.577
14 — — ...	20	76.89	28.8445	62.48	3	48.4	16.13	0.209	0.559
Du 11 au 18 Novembre période légèrement froide; minima compris entre 0°0 et —2°4									
20 Novembre — ...	18	47.39	17.5102	63.06	3	39.0	13.0	0.274	0.742
2 Décembre — ...	35	73.62	25.3700	65.55	3	53.6	17.86	0.242	0.703
Période très froide du 11 Décembre au 22 Décembre avec minimum de —13°0 le 17 Décembre. Dégel le 22 Décembre									
23 Décembre — ...	40	97.45	36.6955	62.35	3	155.4	51.80	0.531	1.411
24 — — ...	30	78.12	30.4075	61.08	3	104.0	34.66	0.443	1.139
27 — — ...	30	84.21	32.0343	61.96	3	98.3	32.76	0.389	1.022
Nouvelle période froide avec minimum de —5°2 le 3 Janvier 1928. Dégel le 4 Janvier									
5 Janvier 1928...	28	70.75	27.5372	61.08	3	92.0	30.66	0.443	1.113
Les 5 et 6 Janvier la température minima reste voisine de 0°									
9 Janvier —	30	76.73	28.6336	62.69	3	98.3	32.76	0.426	1.144
16 — —	30	78.45	31.1891	60.25	3	85.6	28.56	0.363	0.914
Légère reprise du froid à partir du 18 Janvier; minimum de —2°0 le 22 Janvier									
28 Janvier —	30	85.20	34.0917	59.99	3	94.8	31.60	0.371	0.927

La chute s'arrêta par suite de la reprise des gelées ; ainsi on nota $-2^{\circ},0$ le 22 et $-1^{\circ},2$ le 27 ; le 28 la dernière intensité respiratoire mesurée fut égale à 0,927.

Les données expérimentales correspondant à cette série et comprenant les chiffres se rapportant au nombre des échantillons utilisés, au poids frais et au poids sec, à la teneur en eau, aux quantités de CO^2 dégagées, et aux rapports entre celles-ci et le poids des organes, sont consignées dans le tableau V.

Elles montrent que les températures inférieures à 0° provoquent sur les feuilles âgées du Lierre une véritable excitation du processus respiratoire qui se traduit par une augmentation très nette des échanges gazeux. Cette stimulation se fait sentir encore plusieurs jours après la disparition de la cause du phénomène, le retour vers la respiration normale ne se produisant que lentement.

FEUILLES JEUNES DE LIERRE. — En même temps que pour les feuilles adultes, nous avons étudié l'influence des variations importantes de la température sur les feuilles jeunes de *Hedera Helix*. Celles-ci provenaient des rameaux qui s'étaient développés en grande partie à la belle saison, mais qui ont continué cependant à croître tant que la température n'est pas descendue trop bas. Comme pour les feuilles âgées les lots étaient constitués avec des limbes sensiblement au même état de développement. Pour cela on récoltait les organes foliaires situés dans la portion terminale des rameaux au-dessous des deux ou trois dernières feuilles qui, trop petites, étaient conservées pour être utilisées ultérieurement.

D'octobre 1927 à janvier 1928, nous avons apprécié, aux mêmes dates que dans le cas des feuilles adultes, les intensités respiratoires d'après l'émission du gaz carbonique. La totalité des résultats figure dans le tableau VI ; les observations météorologiques signalées au tableau V sont évidemment valables pour cette série d'expériences.

TABEAU VI

Hedera Helix (feuilles très jeunes).

Température 20°.

Date de la récolte	Nombre de limbes	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Teneur en eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ₂ dégagé en mgr.	CO ₂ dégagé par heure	Température 20°.	
								Intensité respiratoire horaire	
								par gr. frais	par gr. sec
19 Octobre 1927...	70	20.82	6.5135	68.71	3	49.7	16.56	0.790	2.542
Abaissement de la température, minimum —2°4									
19 Novembre — ...	90	20.69	6.7989	67.16	3	29.8	9.93	0.479	1.460
2 Décembre — ...	120	26.19	8.6423	66.98	3	39.6	13.20	0.504	1.527
Période des grands froids, minimum —13°0									
23 Décembre — ...	130	30.20	9.9746	66.98	3	62.2	20.73	0.686	2.078
27 — — ...	140	30.22	9.6697	68.01	3	58.1	19.36	0.640	2.002
Nouvelle vague de froid, minimum —5°2									
5 Janvier 1928....	100	21.07	6.8298	67.59	3	38.8	12.93	0.613	1.893
Légères gelées avec minimum voisin de 0°									
16 Janvier —	100	20.93	7.4640	64.34	3	28.9	9.63	0.460	1.290
Période froide du 21 au 28 Novembre, minima compris entre —0°1 et —5°0									
17 Novembre 1923...	50	17.0	6.5443	67.39	3	31.68	10.56	0.621	1.904
20 Novembre 1923...	60	13.92	4.8000	65.52	3	22.23	7.41	0.532	1.543

Le 19 octobre, l'intensité respiratoire avec le chiffre de 2,542 est de beaucoup supérieure à celle des feuilles âgées de la même plante. C'est là un fait constaté fréquemment par les physiologistes et sur lequel nous reviendrons plus tard.

Le 19 novembre, après le léger abaissement de la température, signalé précédemment, la respiration n'est pas aussi élevée qu'en octobre ; le chiffre de 1,460 pour l'intensité indique que, contrairement à ce qui s'est passé pour les limbes de feuilles âgées, il n'y a pas eu d'excitation du phénomène respiratoire, mais baisse de l'activité.

Cette baisse peut-elle s'expliquer par un changement d'origine saisonnière dans la quantité ou la qualité des réserves combustibles des feuilles ? Evidemment on peut envisager l'effet d'un tel facteur, mais, en admettant qu'il existe, il n'agit certainement pas seul. Il faut admettre une action inhibitrice sur la respiration due à la petite vague de froid des jours précédents, avec chute de l'intensité respiratoire suivie d'un léger relèvement, lequel est marqué, le 2 décembre, par le chiffre de 1,527 comme valeur du processus, et cela bien que les conditions thermiques n'aient guère varié entre ces deux dates. Il est évident que s'il n'y avait eu que les réserves à intervenir pour provoquer le phénomène, le chiffre trouvé le 2 décembre aurait dû être plus faible, à fortiori, que celui fourni pour la mesure de la respiration le 19 novembre, toutes choses égales d'ailleurs.

Les fortes gelées qui se produisirent au début de décembre avaient altéré quelques très jeunes feuilles de *Lierre* ; nous eûmes soin d'éliminer de nos récoltes tous les organes foliaires présentant la moindre trace d'altération due au froid.

Après le dégel qui suivit la plus importante vague de froid, la mesure de la respiration faite le 23 décembre, sur jeunes limbes, donna le chiffre de 2,078, très nettement supérieur au précédent, puisqu'il traduit une augmentation de 36 p. 100.

Par conséquent, après un froid vif et de longue durée, on constate, chez les jeunes feuilles du *Lierre*, un phénomène identique à celui observé chez les feuilles âgées ; l'excitation

de la respiration est cependant nettement moins forte avec les premières qu'avec les dernières.

La période douce qui suivit fut marquée, dans nos expériences, par une légère tendance à la reprise de l'activité normale, car, dès le 27 décembre, l'intensité respiratoire fut égale à 2,002. La nouvelle vague de froid qui se produisit alors et qui avait donné une faible augmentation de l'activité respiratoire des feuilles âgées, n'influa pas positivement sur la respiration des jeunes limbes, puisque le lendemain du dégel survenu le 4 janvier, on constata que le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{poids sec}}$ était

1,893. Donc le retour vers la valeur primitive de la respiration continua à se manifester. Les gelées des 5 et 6 janvier bien que légères eurent une influence marquée, puisque, le 16 suivant, la respiration avec 1 mgr. 29 de CO^2 émis à l'heure par gramme de poids sec était faible et voisine de celle atteinte après la légère baisse de température de la mi-novembre.

Le phénomène résultant de l'action des périodes froides sur la respiration des feuilles jeunes étant suffisamment caractérisé dans son ensemble, nous arrêtâmes là nos observations.

Ainsi donc dans le cas des jeunes feuilles de Lierre une température basse, mais voisine de 0° , provoque un abaissement du taux de la respiration. Une action excitatrice due au froid ne se fait sentir que lorsque la température descend beaucoup plus bas.

La diminution de l'activité respiratoire des jeunes organes foliaires de Lierre après de légères gelées est encore mise en évidence par les quelques observations suivantes qui remontent à novembre 1923 et dont nous n'avions pas alors saisi la complète signification.

Le 17 novembre 1923, nous avons trouvé une intensité respiratoire, exprimée d'après l'émission du gaz carbonique et la considération du poids sec, égale à 1,904. Le 30 du même mois, elle n'était plus que 1,508. La baisse assez importante s'explique par le fait qu'entre le 21 et le 28 novembre les feuilles eurent à subir des minima de -0.1° à -5° , la température

étant restée constamment au-dessous de 0° pendant toutes les journées du 22 au 28 novembre.

Les constatations expérimentales de la diminution de l'activité respiratoire des végétaux de pleine terre, après une période légèrement froide, sont à rapprocher de celles faites par PLANTEFOL sur des exemplaires d'*Hypnum triquetrum* récoltés sous la neige. Mais il est fort possible que dans des conditions identiques toutes les espèces végétales ne réagissent pas, à ce point de vue, dans le même sens ou avec la même intensité, comme cela se produit chez les organes d'âge différent appartenant à la même plante. En tout cas, des faits exposés il résulte que les feuilles jeunes de Lierre, si elles ne sont pas moins sensibles que les organes foliaires adultes aux variations de température du milieu ambiant, réagissent du moins différemment et moins fortement vis-à-vis de celles-ci. Un froid de —13° a provoqué chez les feuilles âgées une augmentation de 100 p. 100 dans l'intensité respiratoire, tandis que dans les mêmes conditions les feuilles jeunes n'ont subi qu'un relèvement de la valeur de leurs échanges gazeux de 36 p. 100.

EXPÉRIENCES SUR FEUILLES DE PRUNUS LAUROCERASUS.

Les observations faites sur feuilles de Lierre sont confirmées par les suivantes se rapportant à des mesures de respiration établies, en octobre 1923 et au cours de l'hiver 1927-1928, à l'aide de limbes foliaires de Laurier-Cerise et dont tous les résultats sont réunis dans le tableau VII.

Les limbes utilisés en 1923 provenaient d'arbustes appartenant à la variété *Schipkaense*, les uns avaient été prélevés sur des rameaux de l'année précédente, les autres sur des rameaux de l'année ; ces derniers étaient donc plus jeunes.

En 1927 nous avons fait appel comme matériel aux feuilles de *Prunus Laurocerasus* type, provenant toutes de rameaux jeunes, mais les unes étaient apparues dès le printemps tandis que les autres ne s'étaient développées que pendant l'été.

Naturellement les comparaisons n'ont porté que sur les feuilles de même âge.

TABLEAU VII

Température 20°.

Date de la récolte	Nombre et nature des organes	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Teneur en eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ₂ dégagé en mgr.	CO ₂ dégagé par heure	Intensité respiratoire par gr. frais par gr. sec
20 Novembre 1923	20 fe. de l'année précédente	27.68	11.5345	58.89	3	16.3	5.43	0.196 0.470
Période froide avec légères gélées								
30 — —	20 fe.	28.48	12.1353	57.40	3.30	28.0	8.0	0.280 0.659
19 Novembre 1923	20 fe. de l'année	21.38	7.5712	64.59	3	16.5	5.50	0.257 0.726
Période froide								
30 — —	20 fe.	19.20	6.6915	63.75	3	14.2	4.73	0.246 0.706
27 Octobre 1927	36 fe. d'été	59.08	19.9815	66.10	3	56.2	18.73	0.317 0.937
Vagues de froid au début et à la fin de Décembre								
4 Janvier 1928	30 fe.	92.08	30.7066	66.66	3	105.3	35.1	0.381 1.143
27 Octobre 1927	32 fe. de printemps	50.82	18.3980	63.79	3	35.6	11.86	0.233 0.644
Périodes de grands froids en Décembre								
17 Janvier 1928	36 fe.	64.10	23.4250	63.46	3	83.5	27.83	0.434 1.188

On trouvera dans les comptes-rendus des expériences précédentes, et dans les tableaux V et VI qui les accompagnent, les renseignements d'ordre météorologique qui caractérisent les périodes froides intercalées entre les dates de nos mesures sur feuilles de *Prunus Laurocerasus*.

De l'étude des données expérimentales obtenues sur feuilles de *Hedera Helix* et sur celles de *Prunus Laurocerasus*, il ressort les constatations suivantes :

1°) Pour les feuilles âgées, toute période froide est suivie, après le dégel, d'une augmentation sensible de l'intensité respiratoire, augmentation d'autant plus forte que le froid a été plus vif.

2°) Sur les feuilles jeunes, une chute légère de température au-dessous de 0° provoque une diminution de la valeur de la respiration. L'excitation dans l'émission du gaz carbonique ne se fait sentir qu'après de très fortes gelées et est toujours moins importante que chez les feuilles âgées.

3°) Les modifications d'intensité respiratoire causées par les périodes froides sont temporaires ; la respiration tend à redevenir normale lorsque la température se maintient au-dessus de 0°.

2°) — EFFET DES VAGUES DE CHALEUR

Si au cours de l'été on ne peut, à l'avance, prévoir l'arrivée de périodes très chaudes, pas plus d'ailleurs que celle, en hiver, des vagues de froid intense, les mesures faites en belle saison sur l'influence des périodes de chaleur subies par les plantes prises en totalité sur leur activité respiratoire exigeraient, pour être suivies d'une façon méthodique, un matériel très abondant et un nombre de mesures qui pourrait être considérable avant de fournir d'utiles renseignements. En été les plantes croissent très rapidement ; il faudrait donc, pour faire des mesures comparatives nombreuses et valables, avoir à sa disposition des semis de plantes à divers stades de développement.

Les observations qui vont suivre sont dues un peu au hasard; elles n'en sont pas moins intéressantes quoique les faits exposés résultent peut-être de la mise en jeu simultanée de plusieurs facteurs. Elles ont porté sur des plantes comprenant racines, tiges et feuilles de *Lupinus albus*, *Vicia Faba* et *Impatiens parviflora*, qui, lors de la mesure de la respiration, ont été soumises aux mêmes conditions expérimentales.

Les échantillons de comparaison étaient sensiblement au même stade de végétation, comme en font foi les données consignées dans le tableau VIII s'y rapportant.

LUPINUS ALBUS. — Le 30 juin 1923, 5 plantes entières avec fleurs et fruits et pesant 137 gr., ont, à 20°, présenté une intensité respiratoire caractérisée par rapport au poids frais par le chiffre de 0,169.

Le 10 juillet, 6 exemplaires de même provenance et tout à fait comparables aux précédents ont montré une activité respiratoire qui avec 0,035 est près de 5 fois moindre. Un écart aussi considérable ne peut être causé par des différences individuelles.

Le 29 juin, 8 pieds de Lupin avec fleurs, du poids de 91 gr. 5, ont donné 0 mgr. 210 de CO² par heure et par gramme de substance fraîche; alors que le 13 juillet suivant, 5 échantillons identiques n'ont émis, dans les mêmes conditions que 0 mgr. 041 de gaz carbonique.

Or, si l'on consulte les données météorologiques pour cette époque, on remarque que la période du 26 au 29 juin n'a présenté que des températures peu élevées avec minima compris entre 5°2 et 10°6 et maxima entre 14°3 et 20°3, tandis que dès le 30 juin le maximum à l'ombre a atteint 24°2. La chaleur a encore augmenté à partir du 4 juillet avec 26°7 pour atteindre 30°5 le 5 du même mois. Entre le 5 et le 13 juillet les plus hautes températures ont oscillé entre 30° et 34° à l'ombre.

Nous avons d'ailleurs noté le 10 juillet, à l'endroit et au moment de la récolte, une température au soleil dépassant 50°.

TABLEAU VIII

Espèce	Date de la récolte	Nombre de plantes	Observations sur l'état des plantes	Poids frais en gr.	Teneur en eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respi- ratoire horaire par gr. frais
<i>Lupinus albus</i>	30 Juin 1923	5	avec fleurs et jeunes fruits	137.0	85.5	3	69.5	23.16	0.169
— — — — —	10 Juillet —	6	avec jeunes fruits	137.5	85.5	3	15.0	5.00	0.035
— — — — —	29 Juin —	8	avec jeunes fleurs	91.5	89.3	3	57.7	19.23	0.210
— — — — —	13 Juillet —	5	avec fleurs	64.0	88.0	3	7.9	2.63	0.041
<i>Impatiens parviflora</i>	3 Juillet —	1	avec fleurs et jeunes fruits	186	93.6	2.30	36.5	14.60	0.078
— — — — —	4 — — —	1	Id.	164	91.7	2.30	29.8	11.92	0.072
— — — — —	16 — — —	1	Id.	215	92.5	2.30	7.2	2.88	0.013
<i>Vicia Faba</i>	28 Juin —	1	fleurie	165	—	2.30	51.0	20.40	0.123
— — — — —	2 Juillet —	1	avec fleurs et jeunes fruits	164	—	3	58.2	19.40	0.118
— — — — —	16 — — —	1	avec fruits	156	—	3	17.1	5.70	0.036

IMPATIENS PARVIFLORA. — Les plantes présentaient les unes et les autres des fleurs et de jeunes fruits.

Le 3 et le 4 juillet, l'émission du gaz carbonique s'est élevée respectivement à 0 mgr. 078 et 0 mgr. 072 par gramme frais.

Le 16, après la période chaude signalée ci-dessus, elle n'était plus qu'égale à 0,013, par conséquent 6 fois plus petite qu'avant la vague de chaleur.

Les observations précédentes sont valables pour ces mesures en notant que du 29 juin au 2 juillet la température maxima est restée comprise entre 20°3 et 24°, tandis qu'entre le 11 et le 15 juillet elle a atteint 32°8 et même 35°7.

VICIA FABA. — Avec des plantes entières appartenant à cette espèce et présentant sensiblement le même poids, nous avons noté, le 28 juin, une intensité représentée par le chiffre de 0,123, et par celui de 0,118 le 2 juillet. Le 16, après la chaleur extrême, l'intensité est tombée à 0,036, c'est-à-dire à moins du tiers de ce qu'elle était au début du mois.

De toutes ces observations il résulte que les périodes très chaudes amènent un ralentissement de l'activité respiratoire des végétaux. PLANTEFOL a signalé pareil phénomène chez les Mousses, mais l'abaissement de la respiration était bien inférieur à celui que nous avons constaté.

Comment se fait-il que, dans une de nos expériences citées précédemment, des plantes d'*Allium Porrum* ont pu supporter pendant 2 jours une température d'environ 35° sans que leur intensité respiratoire à température moyenne soit modifiée, alors que les plantes dont nous venons de parler ont eu leur respiration considérablement diminuée après une vague de chaleur ? Il y a là apparemment une contradiction qui peut sans doute être expliquée de la façon suivante : en été, pendant les importantes périodes sèches et chaudes, les conditions de vie de la plupart des plantes de nos régions sont assez précaires ; le sol est sec, les conditions d'absorption par les racines sont modifiées, la transpiration est très forte, la perte d'eau serait considérable si la plante ne luttait pas contre elle par

divers moyens. Lorsque les fortes chaleurs durent longtemps, de nombreuses plantes meurent, seuls les Xérophytes résistent. On peut admettre que pendant un certain temps les Mésophytes offrent une résistance à la mort qui se traduit par la diminution de leur activité vitale; ils se trouvent ainsi dans une sorte d'état de vie ralentie que l'exposition de quelques heures à une température moyenne et à l'humidité ne suffit pas à faire disparaître.

CONCLUSIONS

En définitive l'étude que nous avons faite de l'influence, sur la respiration des végétaux, des conditions antérieures de séjour à des températures basses ou élevées, nous amène, en dehors des constatations particulières qui ont été signalées au cours de l'exposé de nos recherches, à conclure que les plantes ou organes végétaux ne réagissent pas de la même manière et qu'il y a lieu, à ce point de vue, de les grouper en deux catégories, formées :

1° La première, par les organismes en état de végétation active qui, dans les limites de température compatibles avec la vie, ne subissent pas, du fait d'une exposition à une température extrême, de modifications dans leur activité respiratoire quand on les ramène ensuite à une température moyenne. Tel est le cas par exemple des germinations et des plantes adultes de nos régions, récoltées lors de conditions climatiques non excessives;

2° La deuxième, par les organes et les plantes en période de vie ralentie, tubercules, bulbes, végétaux pendant le soi-disant sommeil hivernal, qui manifestent, dans leur processus respiratoire, une grande sensibilité aux changements importants des conditions thermiques. Le séjour à des températures extrêmes provoque sur eux, suivant les cas et suivant la durée de l'exposition, tantôt une diminution, tantôt un accroissement important de l'intensité respiratoire établie dans des conditions moyennes de température.

B. — ACTION DIRECTE ET IMMEDIATE DE LA TEMPERATURE SUR LA RESPIRATION DES PLANTES

§ I. — QUESTION POSEE

L'exposé succinct des recherches entreprises sur l'influence des conditions thermiques sur la respiration des végétaux a permis de nous rendre compte que cette action pouvait, suivant les résultats obtenus, donner lieu à différentes interprétations, notamment en ce qui concerne la mise en formule des données expérimentales et leur traduction par une courbe. Il en résulte que la question la plus sujette à controverse est de savoir si la respiration, envisagée au point de vue de ses rapports avec les variations de température du milieu où vit la plante, augmente d'une façon constante, au fur et à mesure que la température s'élève, ou si, au contraire, comme beaucoup de phénomènes physiologiques, elle passe par une valeur maxima correspondant à un optimum thermique.

A cause de cette incertitude, nous avons repris l'étude de la question de l'action directe de la température sur l'activité respiratoire des plantes, en tenant compte, autant que possible, des critiques d'ordre technique fournies par nos prédécesseurs, de celles que nous avons nous-mêmes formulées au cours des pages précédentes, ainsi que des observations que nous avons faites sur les conditions dans lesquelles l'influence des états antérieurement subis par les végétaux se fait sentir sur l'intensité de leurs échanges gazeux.

§ II. — CHOIX DU MATERIEL

Nous avons fait appel, comme matériel expérimental, à des végétaux appartenant à des groupes divers et présentant un mode de vie soit aérien, soit aquatique.

Pour ce qui est des végétaux vivant en milieu aquatique, nous ne possédons, à l'heure actuelle, en dehors de nos recherches dont quelques résultats ont déjà été publiés, aucune don-

née sur l'influence de la température sur leurs échanges gazeux. Cependant cette catégorie de plantes est, à ce point de vue, particulièrement intéressante, car l'équilibre thermique avec le milieu ambiant est forcément plus rigoureux qu'il ne saurait l'être avec les végétaux aériens. Comme Hydrophytes nous avons utilisé une Dicotylédone (*Myriophyllum spicatum*), une Monocotylédone (*Elodea canadensis*), et une Algue verte filamenteuse appartenant au genre *Cladophora*. Toutes ces plantes vivent normalement complètement submergées.

Les organismes aériens qui ont servi dans nos mesures étaient, d'une part des mycéliums d'un Champignon (*Sterigmatocystis nigra*) et, d'autre part, des bulbes d'*Allium Cepa*, donc des êtres qui diffèrent nettement par leur organisation et par leur mode de végétation. Chez le Champignon la vie est active et la croissance très rapide lorsque les conditions de nourriture sont favorables. Par contre, les bulbes, en hiver, et c'est l'époque où nous les avons utilisés, sont en état de vie ralentie. Comme *Allium Cepa* nous avons employé la variété jaune de Mulhouse pour la même raison que dans nos recherches précédemment citées, c'est-à-dire à cause de la petitesse des bulbes, et aussi parce que les bulbes, comme les tubercules, renferment d'abondantes réserves hydrocarbonées.

§ III. — MESURE DE LA RESPIRATION

L'emploi des divers végétaux a nécessité, pour l'obtention de la valeur de l'intensité respiratoire, l'utilisation de techniques variées; deux d'entre elles ont été, jusqu'à maintenant, peu employées dans le domaine de la physiologie végétale : la méthode micromanométrique de KROGH pour la mesure de la respiration du *Sterigmatocystis nigra*, et la méthode colorimétrique pour l'étude des variations du pH de l'eau, variations permettant d'apprécier la quantité de gaz carbonique dégagé par les végétaux immergés.

On trouvera dans les comptes-rendus de nos expériences un certain nombre de détails sur la façon dont nous avons opéré, tant au point de vue de la technique des dosages, qu'à celui de la récolte et de l'utilisation des végétaux employés.

§ IV. — RESULTATS EXPERIMENTAUX ET DISCUSSION

1°). — EXPERIENCES SUR VEGETAUX AQUATIQUES

L'Algue et les plantes phanérogames submergées provenaient des bassins du jardin botanique de Strasbourg. Les flocons de *Cladophora* étaient à peu près purs; évidemment quelques filaments appartenant à d'autres Algues vertes pouvaient s'être insinués au milieu de ceux de *Cladophora*, mais certainement en très petite quantité. D'ailleurs les mesures ayant porté sur les mêmes échantillons et n'ayant été faites qu'au point de vue comparatif ceci importe assez peu. Les individus d'*Elodea* et de *Myriophyllum* étaient en très bon état de végétation et présentaient de nombreuses racines.

Tous ces végétaux avant leur emploi étaient débarrassés des corps étrangers y adhérent, et pour éviter, dans les premières mesures, des erreurs possibles dues aux blessures, ils n'étaient mis en expérience que quelques jours après la récolte, donc après un temps suffisant pour permettre la cicatrisation des plaies.

La méthode colorimétrique permet à l'aide d'une échelle de pH appropriée de mesurer l'acidité de l'eau. L'acidité est d'autant plus élevée que l'eau renferme davantage de gaz carbonique. On peut donc, par différence de l'acidité présentée par l'eau lorsque des plantes y ont respiré pendant un certain temps, et celle qu'elle avait au début de l'expérience, se rendre compte de la quantité de CO_2 émis par les organismes. Il va de soi que de telles mesures pour être rigoureusement comparatives doivent, en dehors de la température, être faites dans les mêmes conditions expérimentales.

Le pH initial et le pH final étaient mesurés à l'aide d'une échelle colorée établie avec du rouge de crésol (ortho-crésol-sulfonphtaleine) suivant les indications de PALITZSCH. Nous nous sommes servi d'eau de conduite dont la valeur du pH initial était ordinairement comprise entre 7,6 et 7,8. Cette eau renfermait environ 6 cm³ d'oxygène par litre; nous verrons d'ailleurs dans le prochain chapitre que de faibles variations

de teneur en O^2 sont sans importance sur le phénomène respiratoire.

Les tubes renfermant les solutions colorées servant à la mesure du pH étaient en verre Pyrex. L'appréciation des teintes a toujours été faite en lumière naturelle.

Les mesures ont été pratiquées à l'obscurité afin d'éviter l'assimilation chlorophyllienne, à raison d'une par jour, et sensiblement aux mêmes heures de l'après-midi. Entre les mesures, les plantes séjournaient dans des bacs en verre, à la température moyenne de $18-20^{\circ}$, en bonne exposition lumineuse pour leur permettre de reconstituer les réserves hydrocarbonées utilisées dans le phénomène respiratoire au cours des heures d'expériences et des nuits.

La durée des mesures a toujours été la même, 3 heures.

Les mesures ont été échelonnées entre 10° et 40° . Elles ont été faites, à ce point de vue, dans un ordre quelconque. Nous n'avons pas dépassé la température de 40° car nous ne savions pas si une température supérieure pouvait être atteinte, avec ces végétaux, sans risque d'altération.

Les plantes étaient portées lentement et progressivement à la température à laquelle la mesure devait être faite et laissées à cette température environ une heure.

Au moment de l'expérience le lot d'échantillons était introduit avec précaution dans une éprouvette renfermant 500 cm^3 d'eau préalablement portée, elle aussi, à la température expérimentale. Après l'introduction des organismes, l'eau de chaque éprouvette était recouverte d'une épaisse couche d'huile de paraffine afin d'éviter la diffusion des gaz dans l'air extérieur et l'absorption du CO^2 atmosphérique.

Une éprouvette renfermant la même quantité d'eau et conservée avec les mêmes précautions servait de témoin.

Toutes les éprouvettes étaient plongées pendant l'expérience, jusqu'au voisinage de leur bord supérieur, dans l'eau d'un thermostat réglé à la température convenable.

En fin de séjour l'eau des éprouvettes était agitée doucement avec une baguette de verre pour l'homogénéiser au point de vue de la teneur en gaz carbonique ; après quoi, à l'aide

d'une pipette un prélèvement de 20 cm³ d'eau était fait ; il servait, en prenant les précautions exigées dans l'usage de la méthode colorimétrique, à l'évaluation du pH final. Le pH initial était évalué sur l'eau de l'éprouvette témoin.

Les résultats particuliers aux végétaux aquatiques et qui proviennent de deux séries expérimentales, sont consignés dans le tableau IX où sont indiqués les numéros d'ordre de chaque mesure, les températures utilisées et les variations correspondantes du pH.

L'examen des chiffres met en évidence les deux faits suivants qui corroborent ceux établis par les auteurs précédents sur les végétaux aériens : 1°) la respiration des plantes submergées augmente constamment avec l'accroissement de la température du milieu ambiant ; 2°) il ne paraît pas y avoir de valeur optimale.

Nous ajouterons que ces observations sont valables pour des températures comprises entre 10° et 40°. Le sont-elles pour toutes les conditions thermiques comprises dans les limites possibles de vie ? La question restée posée, car pour ces végétaux nous n'avons pas mesuré la respiration aux températures voisines de 0° à cause de la faible émission du CO² aux températures basses, et, pour la raison exposée plus haut, nous n'avons pas cru devoir dépasser 40°.

Il est facile de voir que l'accroissement de la respiration en fonction de la température n'obéit pas à la règle de VAN'T HOFF. En effet, si nous établissons, par exemple, les coefficients thermiques à l'aide des chiffres expérimentaux de la série I qui correspondent aux températures 10°, 20°, 30°, 39°5, nous voyons que le Q₁₀ prend les valeurs suivantes :

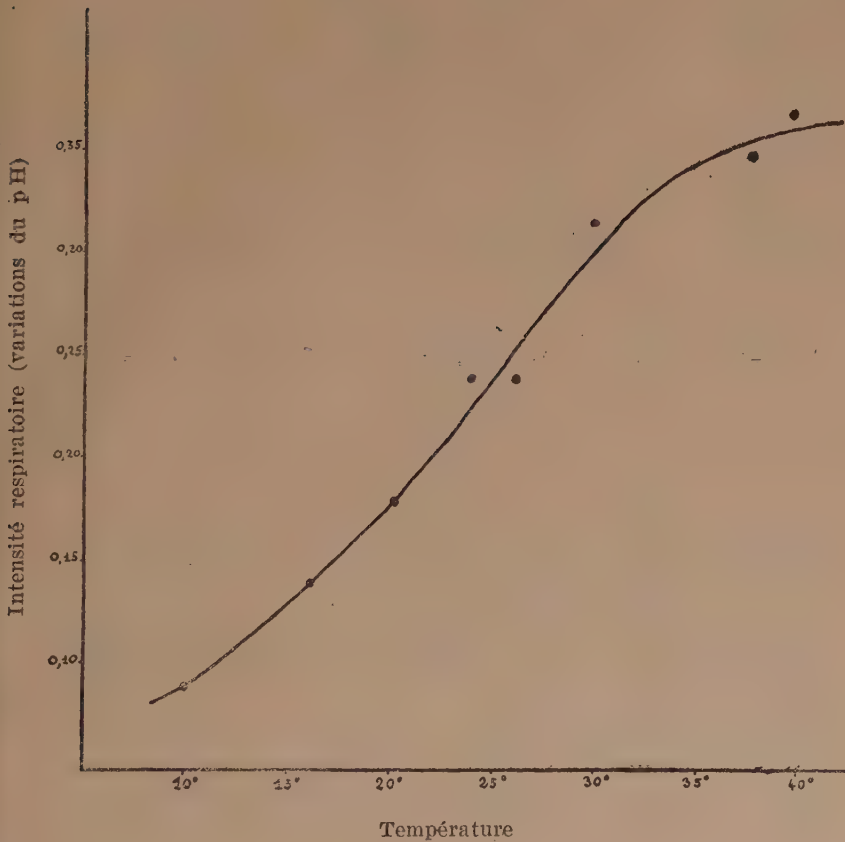
pour <i>Elodea</i>	I.....	2,37	1,63	1,25
» »	II.....	2,00	1,77	1,16
» <i>Myriophyllum</i>	I.....	2,00	1,72	1,17
» »	II.....	2,28	1,81	1,26

alors que, si la règle de VAN'T HOFF était respectée, le Q₁₀ devrait être toujours compris entre 2 et 3. Cette constatation confirme donc les observations judicieuses de MATISSE.

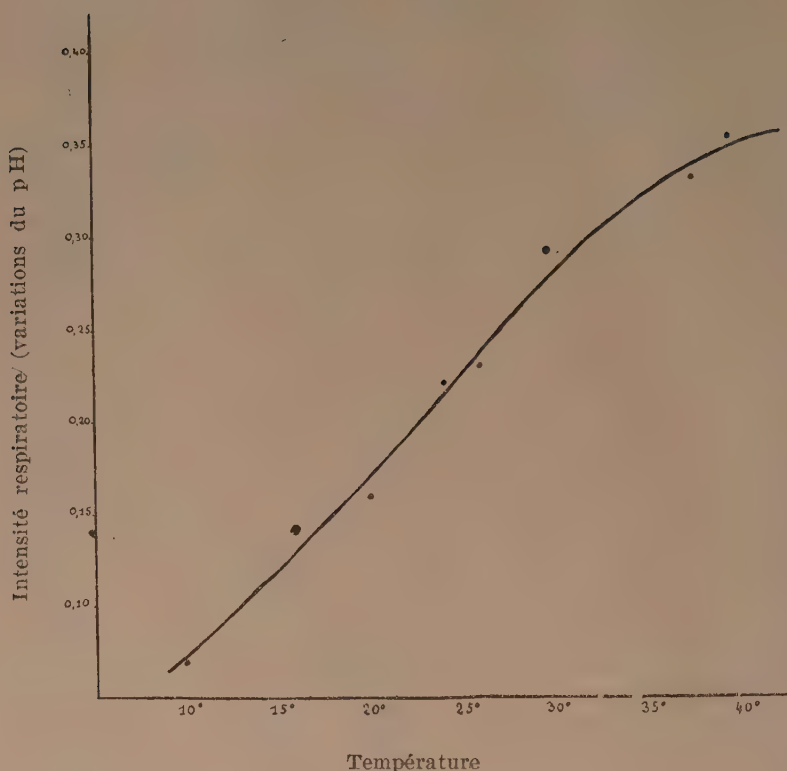
TABLEAU IX

SÉRIE I		5	4	1	8	3	2	6	7
Numéros d'ordre.....				20°	24°	26°	30°	37°5	39°5
Températures		10°	16°						
Variations du pH									
<i>Elodea canadensis</i> I.....		0.08	0.16	0.19	0.24	0.25	0.31	0.35	0.37
<i>Elodea canadensis</i> II.....		0.09	0.14	0.18	0.24	0.24	0.32	0.35	0.37
<i>Myriophyllum spicatum</i> I.....		0.09	0.16	0.18	0.23	0.24	0.31	0.34	0.36
<i>Myriophyllum spicatum</i> II.....		0.07	0.14	0.16	0.22	0.23	0.29	0.33	0.35
SÉRIE II		1	7	2	3	8	4	5	6
Numéros d'ordre.....				24°	30°	33°	36°	38°5	40°
Températures		12°5	18°						
Variations du pH									
<i>Myriophyllum spicatum</i> III.....		0.06	0.10	0.12	0.19	0.20	0.20	0.24	»
<i>Myriophyllum spicatum</i> IV.....		0.07	0.10	0.14	0.21	0.21	0.22	0.27	»
<i>Cladophora</i> sp. I.....		0.06	0.08	0.11	0.18	0.19	0.21	0.26	0.27
<i>Cladophora</i> sp. II.....		0.05	0.07	0.10	0.16	»	0.20	0.22	0.24

Si on construit, en portant en abscisses les températures et en ordonnées les variations du pH, les courbes correspondant aux expériences de la première série, on remarque, en les examinant, qu'elles présentent toutes, à partir de 30°, une convexité qui va en s'accroissant vers les températures plus hautes comme on peut en juger par l'observation des courbes 1 et 2 se rapportant la première à *Elodea* II, et la deuxième à *Myriophyllum* II. Par conséquent, si, à première observation



Courbe n° 1. — *Elodea canadensis* II



Courbe n° 2. — *Myriophyllum spicatum* II

et d'après les chiffres expérimentaux, il ne paraît pas y avoir de maximum dans l'intensité respiratoire dans les limites où nous avons opéré, il n'en reste pas moins que cette convexité de plus en plus marquée peut être considérée comme l'indice d'un changement possible de l'allure des courbes pour les températures supérieures à 40°.

La méthode des variations du pH, celles-ci étant considérées comme caractéristiques de l'intensité respiratoire, si attrayante qu'elle paraisse, ne nous a donc pas permis de suivre jusqu'aux températures critiques la courbe de respiration en fonction de la température. Aussi était-il nécessaire de s'adresser à d'autre matériel végétal et à d'autres méthodes

de mesure pour essayer de résoudre le problème d'une façon plus complète.

2°). — EXPERIENCES SUR *STERIGMATOCYSTIS NIGRA*

Les fragments de mycéliums employés dans nos mesures provenaient de cultures pures du Champignon obtenues, à l'étuve obscure à 32°, sur un milieu constitué par du liquide salin de CZAPEK de composition suivante :

Phosphate monopotassique.....	1 gr.
Chlorure de potassium.....	0,5
Sulfate de magnésium.....	0,5
Sulfate ferreux.....	0,01
Sulfate de zinc.....	0,01
Eau distillée.....	1000 cm ³ .

auquel on ajoutait 0,5 p. 100 de sulfate d'ammonium, 3 p. 100 de glucose et 8 gouttes d'acide sulfurique concentré pour amener le pH du liquide nutritif au voisinage de 5.

Pour la culture nous nous servions de fioles coniques d'ERLENMEYER de 120 cm³ et contenant 50 cm³ de milieu nutritif. L'ensemencement était fait avec de nombreuses spores. Les mycéliums étaient prélevés au bout de 3 jours et demi à 4 jours de développement.

Quelque temps avant l'utilisation des cultures, les fioles étaient retirées de l'étuve, bouchées et immergées dans l'eau d'un thermostat dont la température était amenée progressivement au degré auquel devait être établi l'intensité respiratoire. Dans le cas des températures basses nous avons opéré en hiver ; l'eau du thermostat était convenablement refroidie avec des morceaux de glace. Aux températures moyennes et basses le temps d'adaptation employé a été de 2 à 3 heures ; aux températures élevées l'immersion préalable ne durait qu'une demi-heure.

Pour évaluer l'intensité respiratoire nous nous sommes servi de l'appareil et de la méthode de KROGH. L'appareil conçu par cet auteur est un micromanomètre différentiel muni de

deux petits flacons identiques dans lesquels on introduit quelques centimètres cubes d'une solution de potasse à 50 p. 100. Ces récipients sont reliés aux branches graduées du manomètre par l'intermédiaire de tubes en caoutchouc. La fermeture des branches, à leur partie supérieure, est assurée par l'intermédiaire d'autres tubes de caoutchouc pouvant être serrés par une pince. Les organes ou fragments dont on veut mesurer la respiration sont suspendus dans l'un des flacons à peu de distance de la surface du liquide absorbant le gaz carbonique qui se dégage. On trouvera tous les détails de construction et de maniement du microrespiromètre dans la notice de l'auteur.

L'appareil permet de suivre et d'apprécier, minute par minute, l'absorption d'oxygène par une très petite quantité de substance vivante. Récemment TERROINE et ROCHE s'en sont servi pour mesurer l'intensité respiratoire des tissus animaux.

Le fragment de Champignon était suspendu dans le flacon à l'aide d'un petit crochet métallique et d'un fil de coton. Après introduction de la substance dans le flacon et la mise en place de ce dernier, le côté de l'appareil portant les récipients était immergé dans le thermostat. La pince de fermeture n'était serrée qu'après 5 à 10 minutes afin de permettre la mise en équilibre thermique des flacons et de leur contenu avec l'eau du thermostat, ainsi que l'équilibre des deux niveaux du liquide (pétrole) renfermé dans les branches du manomètre. Lors de l'utilisation des températures élevées, entre les mesures, pendant la préparation des fragments de mycélium, le microrespiromètre était maintenu à la température d'expérience pour éviter un refroidissement trop intense qui aurait nécessité une durée d'équilibre plus longue avant la mesure suivante.

Au début de la mesure et pendant un temps très court, de l'ordre de quelques minutes, la valeur de la respiration exprimée, minute par minute, par lecture de la différence entre les deux niveaux du liquide du manomètre varie ; puis on constate que l'absorption se régularise et reste sensiblement constante du moins pendant les 20 à 30 premières minutes

qui suivent. D'après les dénivellations observées pendant la période de constance on établit par calcul simple, à l'aide de la moyenne des lectures et en tenant compte du coefficient de l'appareil, qui est de 2, et du poids du mycélium, l'intensité respiratoire du Champignon. Celle-ci s'exprime en mm³ d'oxygène absorbé, soit par minute, soit par heure, par gramme sec de substance, ce poids sec étant déterminé après séchage complet à l'étuve à 105°.

Voici, à titre d'exemple et comme justification de la technique, les dénivellations observées, minute par minute, au cours d'une mesure faite à 20°, sur un fragment de mycélium d'une culture mise après 4 jours de développement et avant le prélèvement de l'échantillon sur une solution glucosée :

Dénivellation		Dénivellation	
1 ^{re} minute.....	4.0	13 ^e minute.....	2.5
2 ^e »	2.5	14 ^e »	2.5
3 ^e »	2.5	15 ^e »	2.5
4 ^e »	2.7	16 ^e »	2.7
5 ^e »	2.6	17 ^e »	2.6
6 ^e »	2.8	18 ^e »	2.5
7 ^e »	2.5	19 ^e »	2.2
8 ^e »	2.7	20 ^e »	2.6
9 ^e »	2.7	21 ^e »	2.7
10 ^e »	2.6	22 ^e »	2.5
11 ^e »	2.6	23 ^e »	2.5
12 ^e »	2.5		

On voit par le détail de cette expérience que l'absorption de l'oxygène est tout à fait régulière et que l'on peut, à l'aide des lectures faites de la deuxième à la vingt-deuxième minute, établir une moyenne valable :

$$\text{dénivellation par minute} = \frac{51.6}{20} = 2.58 ;$$

le poids sec du mycélium utilisé étant de 0 gr. 0300, l'absorption d'oxygène par gramme sec et par minute est égale à :

$$\frac{2.58 \times 2}{0.0300} = 172 \text{ mm}^3.$$

Le poids de mycélium était toujours très petit ; il était en rapport avec le degré thermique employé. Par habitude on arrive aisément à apprécier au moment de la récolte la quantité nécessaire à la bonne marche d'une opération. Aux très basses températures, lorsque la respiration est faible, on peut se contenter des lectures faites toutes les 2 ou 3 minutes. La lecture minute par minute ne serait pas nécessaire si on était toujours sûr du bon fonctionnement de l'appareil, mais la parfaite étanchéité de celui-ci par fermeture de la pince et des flacons est parfois difficile à réaliser ; les lectures rapprochées constituent le seul moyen de contrôle.

L'étude de l'action de la température sur l'intensité respiratoire du *Sterigmatocystis* a donné lieu à deux séries expérimentales. L'une a été faite sur des cultures âgées de 3 jours et demi à 4 jours, prises au début de la sporulation. Afin d'assurer autant que possible la respiration normale, 3 heures avant le prélèvement du mycélium on ajoutait au liquide de culture, à l'aide d'une pipette, 10 cm³ d'une solution aqueuse de glucose à 10 p. 100, soit 1 gr. de glucose. Cette quantité de glucide est plus que suffisante pour permettre au Champignon le maintien de son intensité respiratoire. Le fragment de mycélium nécessaire à la mesure était prélevé à l'aide d'une pince métallique et le liquide adhérent était en majeure partie enlevé avec du papier filtre, sans presser sur le Champignon. De cette façon il reste, interposée entre les filaments, une quantité de liquide nutritif suffisante pour entretenir l'activité respiratoire et éviter le dessèchement pendant la mesure.

L'autre série d'expériences a été faite avec des mycéliums de 4 jours présentant une sporulation un peu plus avancée ; 2 ou 3 heures avant les récoltes, le liquide restant dans le flacon de culture était enlevé et remplacé par une solution saline de CZAPEK. Dans ces conditions, le Champignon pouvait être considéré comme étant à l'inanition complète, car en admettant — ce qui est peu probable, la sporulation indiquant la disparition du sucre dans le milieu — qu'une quantité très petite de glucose fût restée entre les filaments, elle devait être rapidement utilisée pendant les heures qui précédaient la mesure.

Il faut, pour que les mesures soient vraiment comparatives, que dans une même série les fragments de mycélium soient au même état de sporulation. C'est aux légères différences, inappréciables à l'œil nu, qu'on doit attribuer les variations d'intensité respiratoire que l'on constate, à une même température, chez des mycéliums de cultures apparemment identiques ; et c'est pourquoi nous avons pratiqué, pour chaque degré thermique étudié, un nombre assez élevé de mesures afin d'établir ensuite une moyenne valable.

Nos mesures ont été réparties entre 6° et 40° dans la première série d'expériences, et entre 20° et 40° quand nous avons utilisé les mycéliums inanitiés.

La raison pour laquelle la température de 40° n'a pas été dépassée est que nous nous sommes rendu compte que, si à 41° les cultures de *Sterigmatocystis* se développent encore normalement, il n'en est plus de même à partir de 42°. D'autre part une culture développée à 33° et mise à 41° présente encore le lendemain son aspect normal, tandis que si on la place à 42°-43°, au bout de quelques heures sa surface diminue par suite de la contraction du mycélium, le liquide qui était interposé entre les filaments mycéliens est exsudé et vient former des gouttelettes à la surface de la culture qui d'ailleurs ne tarde pas à mourir. Ceci confirme l'observation de RAULIN, citée par LEFÈVRE, que vers 43° l'*Aspergillus niger* présente le maximum de rigidité.

Les résultats expérimentaux acquis dans les deux séries d'expériences sont réunis dans les tableaux X et XI ; les courbes N° 3 et N° 4 traduisent l'aspect du phénomène de l'action de la température sur la respiration du Champignon.

L'examen des moyennes obtenues aux différentes températures aussi bien dans la série où le *Sterigmatocystis nigra* avait à sa disposition du glucose que dans celle où il était inanitié, montre que la respiration augmente avec la température jusque vers 35°-37°, mais que pour un degré thermique plus élevé l'intensité respiratoire diminue. Il y a donc pour ce Champignon un optimum de température donnant une activité respiratoire maxima. Cet optimum est situé au voisinage de

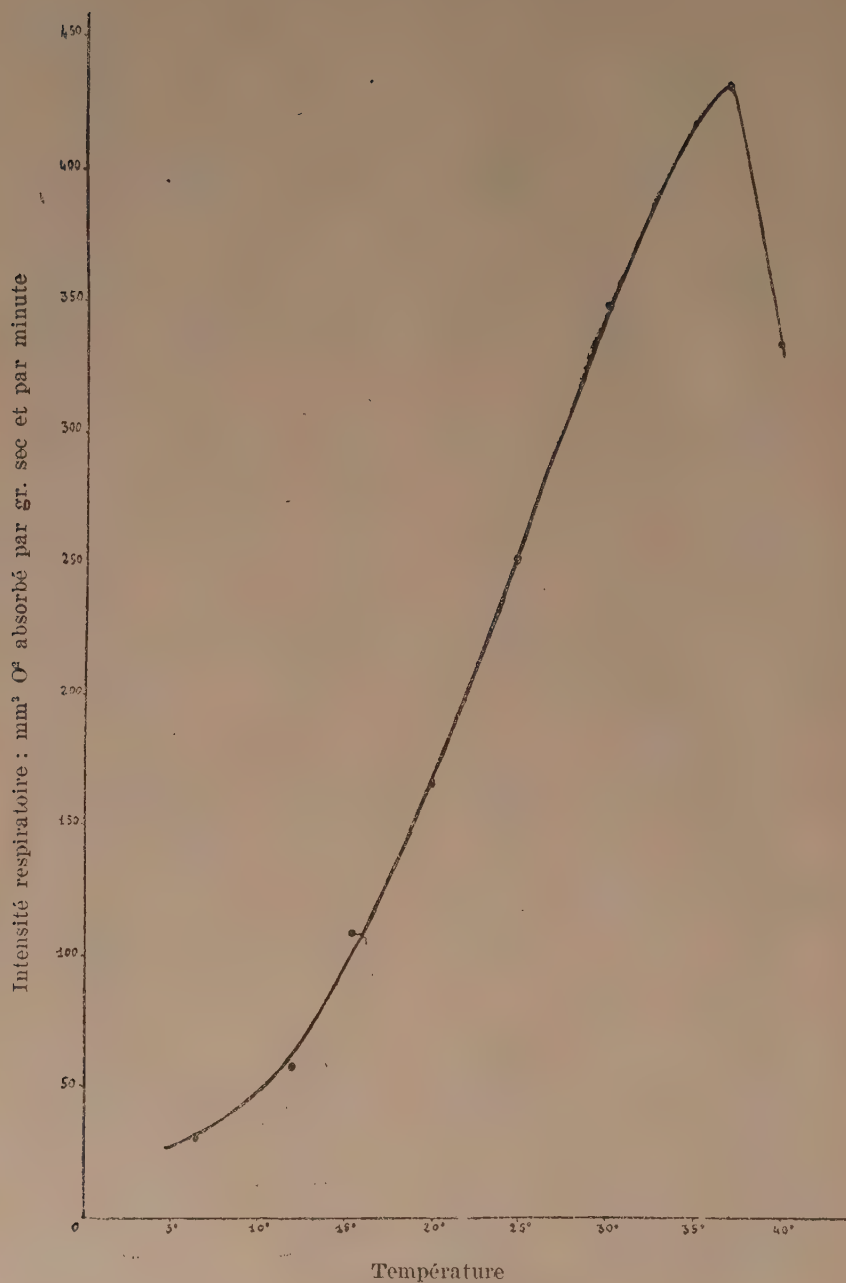
TABEAU X

Température	Poids sec de mycélium en mgr.	Dénivellation par minute (moyenne)	Intensité respiratoire (mm ³ O ² absorbé par gramme sec et par minute)	Température	Poids sec de mycélium en mgr.	Dénivellation par minute (moyenne)	Intensité respiratoire (mm ³ O ² absorbé par gramme sec et par minute)	Température	Poids sec de mycélium en mgr.	Dénivellation par minute (moyenne)	Intensité respiratoire (mm ³ O ² absorbé par gramme sec et par minute)
6°-7°	31.3	0.47	30.0	20°	43.8	3.49	159.2	35°	20.0	4.10	410.0
	26.4	0.39	29.4		30.0	2.58	172.0		26.7	5.46	408.8
	34.9	0.59	33.8		49.3	3.41	138.2		31.4	6.66	424.2
	50.8	0.95	37.4		35.9	3.03	168.8		19.0	4.29	451.4
	46.3	0.77	33.2		26.6	2.46	184.8		12.0	2.52	390.6
12°	45.5	1.27	55.8	25°	25.7	2.22	172.6	37°	21.9	4.60	420.0
	42.1	1.45	68.8		23.3	2.67	229.0		17.2	3.84	446.4
	58.6	1.63	55.6		33.8	4.53	268.0		19.5	4.10	420.4
	60.4	1.42	47.0		20.9	2.60	248.8		15.1	3.07	406.6
	15.9	0.47	59.0		29.7	4.01	270.0		14.1	3.16	448.4
15°-16°	41.9	1.38	65.8	30°	36.4	4.54	249.4	40°	14.6	2.24	306.8
	31.6	0.93	58.8		21.8	2.78	255.0		15.0	2.48	330.6
	57.1	1.69	59.0		22.1	2.69	243.4		22.2	3.51	316.2
	38.6	2.21	114.4		29.4	5.41	368.0		20.2	3.82	378.2
	51.9	2.58	99.4		29.3	4.90	334.4		35.5	6.02	339.0
15°-16°	46.0	2.74	119.0	30°	30.6	5.33	348.2	348.9			
	20.8	1.18	113.4		30.0	5.14	342.6				
	31.8	1.92	120.6		18.9	3.14	332.2				
	24.8	1.37	110.4		19.6	3.61	368.2				
	17.4	0.87	100.0								

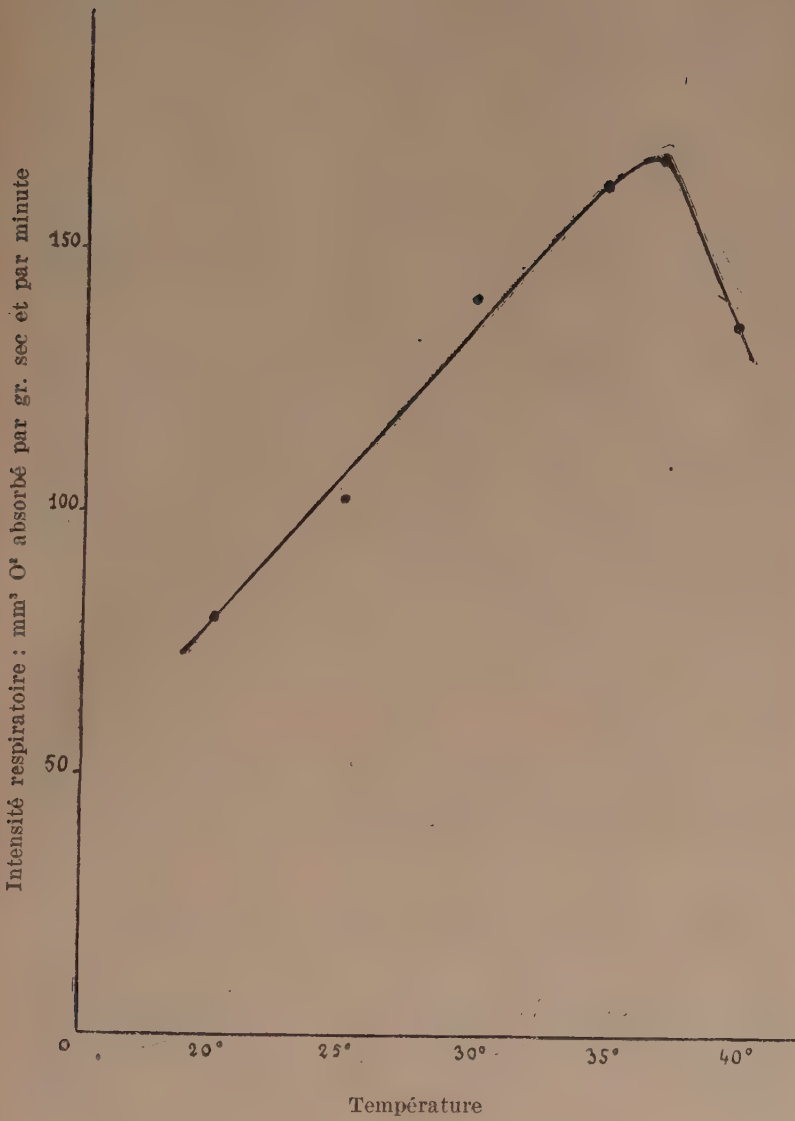
TABLEAU XI

Sterigmatocystis nigra à l'inanition.

Température	Poids sec de mycélium en mgr.	Dénivellation par minute (moyenne)	Intensité respiratoire (mm ³ O ₂ absorbé par gramme sec et par minute)	Température	Poids sec de mycélium en mgr.	Dénivellation par minute (moyenne)	Intensité respiratoire (mm ³ O ₂ absorbé par gramme sec et par minute)
20°	42.1	1.44	68.4	35°	30.5	2.63	172.0
	32.3	1.20	74.2		25.2	1.97	156.2
	35.8	1.40	78.2		21.5	1.76	163.6
	52.5	2.26	86.0		27.4	2.13	155.4
	39.4	1.80	91.2				
			moyenne				moyenne
25°	32.0	1.73	108.0	37°	28.2	2.44	173.0
	21.9	1.17	106.8		30.3	2.46	162.2
	29.5	1.52	103.0		31.0	2.59	167.0
	37.1	1.86	100.2				
	39.8	1.94	97.4				
			103.0				
30°	33.7	2.35	139.4	40°	45.0	2.73	121.2
	29.2	2.11	141.4		30.8	2.02	131.0
	28.5	1.96	137.4		20.5	1.55	151.2
	19.1	1.41	147.6		59.9	4.34	144.8
	32.6	2.20	134.8		39.5	2.66	134.6
			140.7		51.3	3.72	145.0
							137.9



Coupe n° 3. — Variations de l'intensité respiratoire
des mycéliums de *Sterigmatocystis nigra*
placés sur solution glucosée en fonction de la température.



Courbe n° 4. — Relation entre l'intensité respiratoire et la température chez le *Sterigmatocystis nigra* (mycéliums à l'inanition).

37°. Nous remarquerons que cette température est d'ailleurs assez voisine de celle qui est la plus favorable, d'après RAULIN, au développement de cette Moisissure.

3°). — EXPERIENCES SUR BULBES D'OIGNON

Les températures antérieurement subies peuvent influer, comme nous l'avons vu, sur l'intensité normale de la respiration et cette influence continue ordinairement à se manifester quelque temps encore après la disparition de la cause. Il est donc nécessaire, quand on veut étudier l'action d'un facteur quelconque sur l'activité respiratoire d'une plante, de savoir à quel état se trouve cette dernière pour ne pas attribuer au facteur que l'on fait intervenir une action due, en totalité ou en partie, aux conditions thermiques supportées antérieurement par l'organisme. Et, dans l'étude de l'effet immédiat de la température sur la respiration les organismes végétaux, il est essentiel de tenir compte de cette observation, sinon l'interprétation du phénomène peut être complètement faussée.

Mais si, dans une pareille étude, on opère toujours sur les mêmes échantillons, et si on fait les mesures en partant, par exemple, d'un point à basse température et en allant progressivement pour atteindre les températures les plus hautes, on ne peut se rendre exactement compte de l'action possible, inhibitrice ou excitante, d'un point thermique déterminé. Pour éviter cela, il faut, comme nous l'avons fait pour les plantes submergées, opérer dans un ordre quelconque au point de vue des degrés thermiques utilisés. En outre, il est préférable de pratiquer la première mesure à une température moyenne et par la suite de faire suivre toute mesure à température extrême, surtout dans le cas des points thermiques élevés, par une mesure dans la région moyenne, 20°-30° par exemple. Si on obtient pour cette dernière un chiffre qui paraît aberrant, et qu'on ne peut mettre sur le compte d'une faute technique, c'est qu'il y a eu influence perturbatrice due aux conditions de la mesure précédente.

Nos recherches antérieures ont montré que l'effet excitant

ou inhibiteur des températures extrêmes était, en partie tout au moins, conditionné par la durée d'exposition. Dans le cas de l'utilisation, comme matériel expérimental, d'organes en vie ralentie qui sont très sensibles à l'action stimulante des hautes températures, il est bon de ne faire les mesures dans la région des températures élevées que pendant un laps de temps aussi court que possible, avec toutefois un réchauffement suffisant pour la mise en équilibre thermique des organes employés. Si l'énergie respiratoire des végétaux est faible, on supplée à la courte durée des mesures en employant une masse de substance vivante suffisamment grande pour donner lieu à un dégagement de CO^2 qui puisse être apprécié correctement.

C'est en tenant compte de ces considérations que nous avons fait, du 28 février au 7 mars 1928, sur un lot de 60 Oignons de Mulhouse pesant primitivement 296 gr., toute une série de mesures d'intensité respiratoire à des températures comprises entre 14° et 43° , dans le but d'établir, aussi exactement que possible, la courbe de l'influence de la température sur la respiration. Nos mesures ont été particulièrement nombreuses entre 30° et 43° , c'est-à-dire dans la région ordinairement la moins étudiée et qui présente cependant le plus gros intérêt.

Dans les lignes qui vont suivre nous ne ferons que préciser les conditions dans lesquelles les mesures ont été faites. Les autres données expérimentales sont groupées dans le tableau XII.

Le 28 février, une première mesure à 20° a donné comme intensité respiratoire — celle-ci étant rapportée à l'heure et à 100 gr. de substance fraîche — le chiffre de 2,36.

Ensuite les bulbes ont été portés progressivement à 30° et après une heure de réchauffement préalable l'activité respiratoire s'est montrée égale à 4,01. Les Oignons, quelques heures plus tard, ont manifesté, dans l'émission de CO^2 , une intensité à 35° , que traduit le chiffre de 7,11. Sans enlever les bulbes du thermostat, l'eau de ce dernier a été portée à $39^{\circ}5$; après séjour préalable de 16 h. 15 à 17 h. à cette température la quantité de gaz carbonique dégagé en une heure a été de

TABLEAU XII

Allium Cepa (60 bulbes).

Date	Poids frais en gr.	Température de mesure	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire horaire par 100 gr. frais
28 Février.....	296	20°	2	14 0	7.0	2.36
28 —	296	30°	1.45	20.8	11.88	4.01
28 —	296	25°	1.30	31.6	21.06	7.11
28 —	295.3	39°5	1	28.3	28.3	9.58
29 —	294.4	20°	3	21.8	7.26	2.46
1 ^{er} Mars.....	292.6	26°	3	30.0	10.0	3.41
1 — /.....	292.4	32°	2	29.6	14.80	5.06
3 —	290.2	37°	1	21.9	21.9	7.54
5 —	286.0	41°	1	32.4	32.4	11.32
6 —	284.5	43°	1	17.6	17.6	6.18
6 —	283.9	14°	4	25.7	6.42	2.26
7 —	283.0	30°	2	26.3	13.15	4.64
7 —	282.5	42°	1	29.4	29.4	10.40

9 mgr. 58 par 100 gr. La respiration a donc très nettement augmenté de 20° à $39^{\circ}6$ et progressivement.

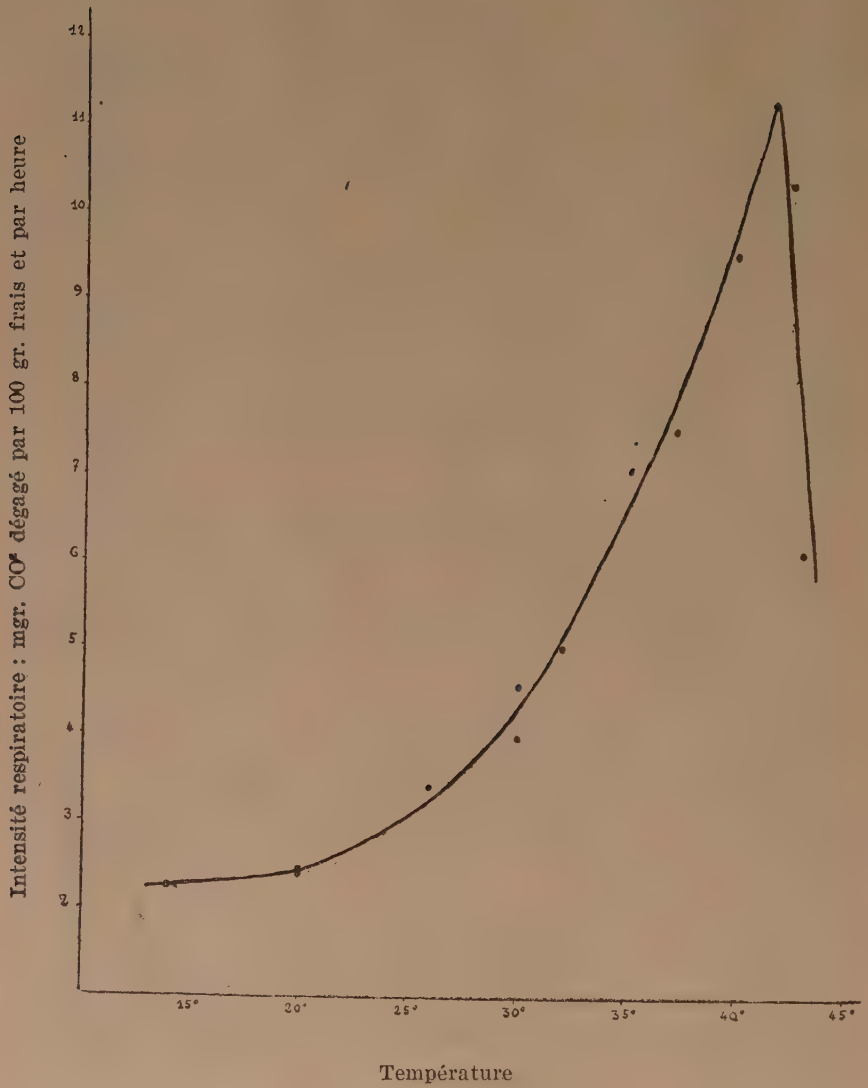
Ces différentes opérations, et notamment le séjour à $39^{\circ}5$, avaient-elles modifié la respiration normale ? Non, car le lot d'Oignons remis pendant la nuit à $20-22^{\circ}$ a, le lendemain matin, présenté une intensité respiratoire, à 20° , égale à 2,46, donc sensiblement la même que dans la première mesure. Dans le courant de l'après-midi du 1^{er} mars, à 26° , l'intensité a été de 3,41 et de 5,06 à 32° .

Le 3 mars, à 37° , l'activité respiratoire était de 7,54.

Le 5 mars, en prenant les précautions d'usage pour le réchauffement et après séjour préalable d'une heure à 41° , la mesure de l'émission de CO^2 établie sur une heure de respiration a fourni le chiffre de 11,32, marquant jusqu'à ce degré l'augmentation progressive de l'intensité respiratoire avec l'accroissement de la température.

Le lendemain 6 mars, à 43° , en une heure l'émission de gaz carbonique n'a plus été que de 17 mgr. 6, soit, rapportée au poids frais, 6 mgr. 18 par 100 grammes. L'intensité, bien qu'établie à une température plus élevée que dans la mesure précédente était donc plus basse. On ne peut supposer une influence nocive due au séjour à pareille température car le même jour les bulbes ont été ramenés entre 12 h. et 17 h. de 43° à 14° et la mesure de l'intensité respiratoire à cette dernière température s'est montrée égale à 2,26, chiffre qui semble tout à fait normal. D'ailleurs la valeur de la respiration exprimée par 4,64 à 30° , le lendemain, s'intercale plausiblement entre les valeurs d'intensité respiratoire fournies antérieurement aux températures de 26° et de 32° . Ce chiffre est un peu plus élevé que celui obtenu à 30° dans la deuxième mesure de la série expérimentale ; la différence est trop faible pour ne pas devoir être attribuée à une légère erreur commise dans la pesée des absorbeurs, très probablement dans la deuxième mesure.

La dernière mesure, faite à 42° , a donné comme chiffre d'intensité respiratoire celui de 10,40 qui s'interpose très logiquement entre les valeurs établies à 41° et 43° .



Courbe n° 5. — Respiration des bulbes d'Oignon à différentes températures.

Afin de nous rendre compte si les Oignons n'avaient pas souffert de toutes ces manipulations nous les avons conservés. Un mois après nos expériences, 6 d'entre eux, mis en terre, ont développé très rapidement des racines et des feuilles et ils n'offraient, morphologiquement, aucune différence avec les plantes provenant de bulbes semblables n'ayant pas servi à des mesures.

Il ressort de l'examen des résultats obtenus et de la courbe N° 5 qui les traduit que la respiration des bulbes d'*Allium Cepa*, en fonction de la température, passe par un maximum, comme celle du *Sterigmatocystis nigra*. Ce maximum correspond à la température optimale de 41° pour l'Oignon, alors que chez le Champignon l'optimum thermique est situé au voisinage de 37°. L'optimum est donc spécifique.

CONCLUSIONS

Ainsi donc, si les conditions expérimentales suivantes, que nous considérons comme capitales, sont respectées :

1°) Choix de plantes ou d'organes ayant à leur disposition, soit à l'état de réserves, soit dans le substratum, un matériel respiratoire suffisant ;

2°) Mesures nombreuses et rapprochées surtout vers les températures élevées ;

3°) Durée courte des mesures aux températures hautes ;
la respiration croît d'abord avec la température pour atteindre, à un degré thermique qui varie avec l'espèce et sans doute aussi avec l'organe considéré, un maximum d'intensité ; ensuite elle décroît rapidement tant que l'élévation de la température ne provoque pas l'apparition de phénomènes pathologiques.

Telles sont les conclusions qui se dégagent de notre étude de l'action immédiate de la température sur la respiration des Végétaux.

CHAPITRE II

INFLUENCE DE LA TENEUR EN OXYGÈNE DU MILIEU SUR L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES VÉGÉTAUX

§ I. — HISTORIQUE DE LA QUESTION ET OBJET DU TRAVAIL

La concentration en oxygène du milieu modifie-t-elle le degré des oxydations des êtres qui y vivent ou, au contraire, cellules et organismes restent-ils indifférents à ces variations ? C'est là une question qui a suscité un assez grand nombre de travaux depuis les études mémorables de LAVOISIER et SEGUIN qui ont mis en évidence le fait que la respiration des animaux n'est nullement modifiée par les variations de la pression d'oxygène dans les limites où cette pression n'agit pas comme facteur toxique.

En ce qui concerne les végétaux, on sait depuis longtemps qu'ils peuvent vivre aussi bien dans une atmosphère pauvre en oxygène, ou dans l'oxygène pur, que dans l'air ordinaire.

PAUL BERT a constaté que lorsque la pression de l'oxygène tombait au-dessous d'une certaine valeur dans le milieu ambiant, l'intensité de la respiration des organismes se trouvait diminuée.

DEHÉRAIN et MOISSAN n'ont pas trouvé, avec de l'air sur-oxygéné, d'action sur la respiration. Par contre BORODINE a signalé chez des plantules et des rameaux feuillés une augmentation de l'activité respiratoire quand ils se trouvaient placés dans l'oxygène pur.

GODLEWSKI a constaté en opérant sur des germinations de *Raphanus sativus* et de *Pisum sativum* que la respiration exprimée par l'oxygène absorbé était supérieure de 25 p. 100 dans l'oxygène pur à celle manifestée dans l'air ordinaire, et ceci à pression normale. Avec les fruits de *Ricinus communis*

il a vu que l'augmentation, tout en étant plus faible, était cependant encore nette aussi bien pour l'oxygène absorbé que pour le gaz carbonique rejeté, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2}$ restant d'ailleurs indépendant de la richesse du milieu en oxygène.

WOLKOFF et MAYER d'une part et WILSON d'autre part n'ont pas noté de variations dans la respiration des plantes placées dans de l'air ne renfermant que 10 p. 100 d'oxygène, dans les expériences faites par les premiers, et 4 p. 100 dans celles pratiquées sur *Helianthus tuberosus* par WILSON.

JOHANNSEN a étudié l'influence des changements de la pression sur la respiration de différents végétaux, germinations de *Pisum sativum*, *Helianthus annuus* et *Zea Mays*, en employant comme milieu ambiant soit l'air ordinaire, soit l'oxygène. Ces mesures ont été faites à différentes températures. Il a constaté qu'à température égale, chez le Pois, l'intensité respiratoire était sensiblement la même dans l'air et dans l'oxygène pur ; et que d'autre part, il n'y avait pas de différence sensible dans la respiration des germinations placées, soit dans l'oxygène pur à la pression normale, soit dans ce gaz à la pression de 4 ou 5 atmosphères qui équivaut à une pression de 20 à 25 atmosphères pour l'air ordinaire. Chez le Topinambour il y avait une légère augmentation de l'activité respiratoire dans l'oxygène pur et à deux atmosphères de pression. Avec les graines de Maïs en germination, dans l'oxygène pur à pression normale, il se produisait aussi une légère augmentation de l'intensité respiratoire ; l'augmentation ne devenait importante que lorsqu'il s'agissait de pressions plus élevées. En somme, d'après les résultats de JOHANNSEN, à pression atmosphérique normale, dans la plupart des cas, il n'y a pas de variations importantes dans l'intensité des échanges gazeux avec des teneurs variables en oxygène du milieu ambiant.

Dans ses recherches STICH a cherché à établir le point à partir duquel, en diminuant progressivement la teneur en oxygène du milieu, on diminue l'émission du gaz carbonique.

Il a employé comme matériel expérimental des germinations, des fleurs et des fruits, et il est arrivé au résultat que la teneur en oxygène de l'atmosphère ambiante peut varier dans de larges limites sans provoquer un changement appréciable dans l'intensité respiratoire d'un végétal. C'est ainsi que pour une teneur en oxygène de seulement 2 p. 100 il n'y a pas eu encore de diminution nette de l'émission de CO^2 chez les fleurs d'*Anemone japonica*, les fruits de *Prunus domestica*, les germinations de *Vicia*, etc... Cependant pour une concentration aussi faible en oxygène, des fleurs de *Stenactis annua* et des germinations de *Brassica Napus* ont montré un abaissement assez important de la production de gaz carbonique. Quoi qu'il en soit des différences marquées par certaines espèces par rapport à d'autres, les expériences de STICH confirment, dans l'ensemble, celles de JOHANNSEN, et montrent que la respiration n'est influencée que lorsque l'atmosphère ambiante ne renferme plus qu'une très faible quantité d'oxygène.

KOLKWITZ a signalé que l'*Aspergillus niger* dans l'oxygène pur respire avec une intensité double de celle qu'il présente dans l'air normal.

Pour étudier l'influence de la composition de l'atmosphère sur la respiration, CERIGHELLI s'est adressé à des racines et il a constaté que l'augmentation ou la diminution de la tension de l'oxygène n'exerçaient aucune influence sur leur intensité respiratoire, tant que le taux de l'oxygène restait supérieur à 7 ou 8 p. 100. Avec des tensions élevées en oxygène, cet auteur a trouvé sur la valeur des échanges gazeux une influence qui est représentée par un accroissement de 50 p. 100 du débit normal de CO^2 .

On trouve dans les travaux très récemment parus de HIROSHI TAMIYA et de DE BOER des indications sur l'influence de différentes concentrations de l'oxygène sur la respiration de Champignons. Le premier a étudié l'action d'un mélange gazeux en différentes proportions de N_2 et de O_2 sur l'intensité respiratoire de l'*Aspergillus oryzae* et signalé que la respiration était maxima dans le mélange constitué par 17 parties d'azote et 83 parties d'oxygène. Quant à DE BOER

ses observations ont porté sur le *Phycomyces Blakesleeanus* cultivé sur différents milieux. La respiration de cette Moisissure est, d'après ses résultats, affectée par la diminution de la teneur en oxygène. Sur pain l'influence de la teneur en oxygène commence à se faire sentir vers 9 p. 100 ; à 8,5 p. 100 la quantité de CO^2 émis tombe à 94 p. 100 de ce qu'elle est dans l'air normal ; à 3 p. 100, elle n'est plus que de 64 p. 100 ; et à 1,5 p. 100 d'oxygène elle n'atteint que 40 p. 100 de sa valeur ordinaire. Sur milieu oléagineux cet organisme supporte cependant un peu mieux l'abaissement de l'oxygène que sur milieu hydrocarboné. Cet auteur a aussi indiqué que dans l'oxygène pur l'émission de CO^2 ne change pas par rapport à celle fournie dans l'air, ce qui confirme les résultats que nous avons publiés antérieurement aux siens.

Toutes ces recherches ont été faites sur organismes végétaux aériens. Sur plantes aquatiques, les seules données que nous possédons ont été accessoirement fournies par WURMSER et JACQUOT dans un travail sur la photosynthèse. Ces auteurs ont expérimenté sur une Algue marine, *Laminaria saccharina*. Ils enrichissaient en oxygène l'eau de mer en y mettant des Algues à assimiler pendant un temps plus ou moins long. L'évaluation de la richesse en oxygène était faite par la méthode de WINKLER, et quant à l'appréciation de l'émission du gaz carbonique elle était basée sur des dosages comparatifs effectués par la méthode colorimétrique en se servant de la phénolphtaléine comme indicateur. A l'aide de cette technique ces physiologistes ont noté une augmentation considérable de la respiration en fonction de la tension de l'oxygène comme en témoignent les chiffres ci-dessous :

Teneur en O^2 de l'eau de mer	5,2	6	12	20	26
Intensité de la respiration	1	1,6	2,4	3,1	6,3

Ces résultats sont en désaccord profond avec ceux obtenus sur organismes aériens par STICH et par JOHANNSEN ; ils ne s'accordent qu'en partie avec ceux des auteurs ayant constaté une influence de la teneur du milieu en oxygène sur la respiration, car les valeurs trouvées sont de beaucoup plus élevées,

puisque, suivant WURMSER et JACQUOT, une teneur en oxygène 5 fois plus grande que normalement rend l'intensité respiratoire 6 fois plus importante.

Les contradictions apparentes entre les résultats des recherches entreprises sur cette question nous ont incité à faire de nouvelles expériences, à la fois sur végétaux aériens, et surtout sur végétaux aquatiques qui semblent, d'après les données de WURMSER et JACQUOT, être beaucoup plus sensibles aux variations de la teneur en oxygène du milieu ambiant que ne le sont les plantes vivant dans l'air.

§ II. — CHOIX DU MATERIEL

Les végétaux submergés que nous avons utilisés appartenaient à des groupes très divers. C'est ainsi que nous avons porté notre choix sur des Dicotylédones, *Cabomba caroliniana* et *Myriophyllum spicatum*; sur des Monocotylédones, *Elodea canadensis*, *Elodea densa* et *Potamogeton crispus*; sur des Algues d'eau douce, *Nitella sp.* et *Cladophora sp.*

Comme végétal aérien nous avons employé un organisme à structure simple, le *Sterigmatocystis nigra* pris à l'état de cultures pures.

§ III. — PROCÉDES EXPERIMENTAUX

1°) VÉGÉTAUX AQUATIQUES. — Les plantes supérieures hydrophiles étaient utilisées entières ou à l'état de fragments munis de racines, en tous cas, elles étaient en bon état de végétation. Les Algues formaient des masses filamenteuses qui, au moment de la récolte, étaient débarrassées des corps étrangers. Tous ces végétaux provenaient de bassins en plein air, ou de bacs de serres quand les mesures ont été faites en hiver. Quelques jours avant les expériences ils étaient mis à la température du laboratoire.

Les plantes, au moment des mesures, étaient placées dans des récipients de taille appropriée renfermant la quantité d'eau nécessaire pour qu'elles fussent complètement submer-

gées. Nous nous servions d'éprouvettes qui étaient remplies avec un siphon afin d'empêcher tout contact entre l'eau employée et l'air atmosphérique. La quantité d'eau toujours identique pour un même échantillon était de 400 cm³ ou de 500 cm³. L'eau était préparée à l'avance dans un récipient, et, suivant les besoins, enrichie en oxygène par barbotage de gaz provenant d'une bouteille d'oxygène comprimée, ou appauvrie par chauffage préalable.

Comme dans les mesures faites pour l'étude de l'action de la température sur la respiration de plantes submergées, l'eau du récipient était recouverte d'une couche d'huile de paraffine afin d'éviter la diffusion de l'oxygène dans l'air extérieur. Une éprouvette témoin dans l'eau de laquelle ne séjournaient pas de plantes était toujours utilisée.

En hiver les plantes étaient employées une fois par jour au début de l'après-midi. En été deux ou trois mesures étaient faites au cours d'une journée, espacées par une exposition des organismes en pleine lumière.

La durée des mesures était de 2 ou de 3 heures suivant les séries, le temps variant d'après la quantité de plantes mises en œuvre. La température toujours la même était de 20°.

Les mesures ont été faites dans un ordre quelconque par rapport aux différentes valeurs de la tension d'oxygène. Chaque organisme servait à une série de mesures portant sur des teneurs variables de l'eau en oxygène. Par une détermination faite en fin d'expérience, en eau normale, on s'assurait du maintien en bon état du sujet étudié.

La teneur en oxygène de l'eau employée était établie au moment du remplissage des récipients à l'aide de la méthode de WINKLER qui a été décrite par JACOBSEN et par WURMSER et JACQUOT et qui a été assez peu utilisée jusqu'ici en Physiologie végétale. L'analyse de l'eau était faite en se servant d'une pipette de LÉVY de 100 cm³, à entonnoir et à deux robinets, qui permet de faire les réactions à l'abri de l'air. Il est facile de s'assurer par un dosage en fin d'expérience sur l'eau du récipient témoin que la teneur en oxygène n'est pas modifiée d'une façon appréciable par l'opération du remplissage des

flacons et au cours du séjour à l'obscurité pendant la durée de la mesure.

L'eau utilisée renfermait normalement environ 6 cm³ de O₂ par litre.

L'appréciation de la respiration a été faite par les variations de l'acidité de l'eau par suite du séjour des plantes, en employant la même technique que celle décrite dans le chapitre précédent. La valeur du pH initial était habituellement comprise entre 7,60 et 8,00 ; elle a atteint parfois 8,11 et 7,50. Dans de telles limites, les variations de pH donnent l'expression exacte des variations d'intensité respiratoire représentées par le CO₂ dégagé.

2°) CAS DU CHAMPIGNON. — Les mycéliums de *Sterigmatacytis nigra* provenaient de cultures faites sur le même milieu nutritif que celles qui ont été employées dans l'étude de l'action de la température. Le développement était poursuivi à l'obscurité pendant 72 heures à 33°. Les fioles d'ERLENMAYER, fermées par un bouchon de caoutchouc traversé par deux tubes à robinet, étaient remplies, aussitôt après l'ensemencement, tantôt avec de l'air, tantôt avec de l'oxygène pur, tantôt avec un mélange en proportions connues d'air et d'oxygène préalablement préparé dans un gazomètre. L'atmosphère était renouvelée deux fois par jour avec le mélange gazeux étudié. Après 72 heures on faisait passer le courant gazeux pendant plusieurs minutes afin de chasser la totalité du gaz carbonique. Le récipient était alors reporté à l'étuve pendant 3 heures et l'on recueillait au bout de ce temps le CO₂ formé. A cet effet, on procédait par déplacement à l'aide d'un courant d'air provoqué par le fonctionnement d'une pompe à eau. L'air entrant était privé de CO₂ par barbotage préalable dans une solution de potasse. L'air sortant passait tout d'abord dans une série de tubes en U à ponce sulfurique, lesquels le débarrassaient de son humidité, et dans une série de tubes en U à robinet renfermant de la potasse qui retenant l'acide carbonique. La pesée de ces derniers tubes, avant et après passage, permettait la détermination du gaz carbonique formé au dixième de milligramme près.

TABLEAU XIII

Teneur de l'eau en oxygène (cc. par litre)	3.06	6.24	6.97	9.53	14.73	17.24	20.53	23.91
	—	—	—	—	—	—	—	—
	Variations du pH							
Myriophyllum spicatum I.....	0.17	0.16	0.19	0.20	0.19	0.22	0.28	0.25
Elodea densa.....	0.19	0.20	0.18	0.20	0.24	0.23	0.30	0.27
Labomba caroliniana.....	0.21	0.21	0.23	0.21	0.17	0.20	0.26	0.22
	Variations du pH							
Teneur de l'eau en oxygène (cc. par litre)	2.98	4.15	6.83	8.70	14.11	16.62	18.74	—
	—	—	—	—	—	—	—	—
	Variations du pH							
Elodea canadensis I.....	0.19	0.22	0.26	0.23	0.24	0.24	0.26	0.26
» II.....	0.18	0.20	0.23	0.18	0.21	0.26	0.30	0.30
Myriophyllum spicatum II.....	0.19	0.34 (?)	0.19	0.26	0.21	0.18	0.31	0.31
» III.....	0.22	0.32	0.34	0.27	0.26	0.24	0.35	0.35
	Variations du pH							
Teneur de l'eau en oxygène (cc. par litre)	3.40	4.85	5.30	5.58	8.37	11.22	12.61	19.80
	—	—	—	—	—	—	—	—
	Variations du pH							
Potamogeton crispus.....	0.20	0.20	0.18	0.20	0.17	0.22	0.16	0.25
	Variations du pH							
Teneur de l'eau en oxygène (cc. par litre)	2.34	4.18	5.02	6.36	10.54	15.23	22.62	—
	—	—	—	—	—	—	—	—
	Variations du pH							
Nitella sp.....	0.15	0.19	—	0.19	0.17	0.23	0.33	0.33
Cladophora sp. I.....	0.09	0.14	0.16	0.13	0.12	0.16	0.23	0.23
» II.....	0.08	0.09	0.14	0.16	0.12	0.15	0.21	0.21

§ IV. — RESULTATS EXPERIMENTAUX

Les valeurs relatives aux différentes teneurs en oxygène employées et aux variations correspondantes du pH de l'eau, considérées comme l'expression de l'intensité respiratoire des végétaux aquatiques, sont réunies dans le tableau XIII.

Les données numériques se rapportant aux mesures faites sur mycéliums de *Sterigmatocystis nigra* développés et mis à respirer dans des milieux à teneur variée en oxygène sont consignées dans le tableau ci-dessous :

Milieu	Poids sec du mycélium (3 jours) en gr.	CO ² dégagé en 3 heures en gr.	CO ² dégagé par gramme sec en 3 heures
Oxygène pur.....	0.5252	0.0836	0.1591
Oxygène 50 p. 100.	0.4454	0.0733	0.1645
Air.....	0.3588	0.0576	0.1605

§ V. — DISCUSSION DES RESULTATS

La considération des chiffres obtenus avec *Myriophyllum spicatum* L, *Elodea densa*, *Cabomba caroliniana*, montre que les modifications apportées dans l'intensité de la respiration par des variations importantes de la teneur en oxygène de l'eau où vivent des plantes sont faibles ou nulles. Ce n'est que lorsque la quantité d'oxygène est environ 3 fois plus élevée que normalement qu'une augmentation, assez faible d'ailleurs, en moyenne de l'ordre de 30 p. 100, peut être constatée. Une sous-oxygénation de moitié s'est montrée inopérante. De pareilles constatations peuvent être faites avec les résultats obtenus dans les autres séries expérimentales, surtout si l'on tient compte des fluctuations qui se produisent, d'un jour à

l'autre. pour un même échantillon, dans la grandeur des échanges gazeux. On se rend compte de ces fluctuations quand on compare les valeurs que prennent, simultanément et dans les mêmes conditions expérimentales, les intensités respectives de deux plantes de même espèce, comme par exemple *Elodea canadensis* I et II où il n'y a pas concordance entre les changements de teneur en oxygène et les variations correspondantes de pH.

Le *Potamogeton crispus* a montré une indifférence presque complète à l'égard de la concentration du milieu en oxygène.

Les plus fortes variations présentées par la respiration l'ont été par les Algues qui ont d'ailleurs, dans nos expériences, été soumises à des écarts de teneur en oxygène plus élevés que les autres végétaux. Ainsi les *Nitella* et les *Cladophora* ont montré une intensité respiratoire peu variable pour des teneurs de l'eau en oxygène allant de 5 à 15 cm³ par litre ; mais en milieu plus oxygéné la respiration a pu augmenter de 75 p. 100. Avec une richesse de l'eau en oxygène n'atteignant que 2 cm. 34 par litre la baisse de l'activité respiratoire s'est manifestée dans les mêmes proportions chez ces derniers organismes.

En somme, chez les végétaux submergés d'eau douce, la teneur en oxygène du milieu peut varier dans d'assez larges limites sans affecter la respiration. Ce n'est que lorsque la tension de ce gaz devient vraiment très importante, ou presque nulle, qu'apparaissent des modifications appréciables. En tout cas celles-ci se montrent très faibles comparativement à celles enregistrées par WURMSER et JACQUOT avec *Laminaria saccharina*.

Il est facile de voir en examinant les chiffres d'intensité respiratoire fournis par les mycéliums de *Sterigmatocystis nigra*, à même température, dans l'air, dans l'oxygène pur, ou dans l'air oxygéné à 50 p. 100, que la respiration n'est aucunement modifiée dans son intensité par la variation de teneur en oxygène du milieu ambiant. Cette constatation s'accorde avec celle de JOHANNSEN faite sur végétaux supérieurs et celle de DE BOER sur un *Phycomyces*, mais elle contredit l'opinion de KOLKWITZ et est en opposition avec les résultats récents de

HIROSHI TAMIYA bien que ces deux derniers auteurs aient opéré, eux aussi, sur un *Aspergillus*.

Cette indifférence dans la valeur de ses échanges gazeux manifestée par la Mucédinée vis-à-vis de la richesse en oxygène de l'atmosphère où elle vit, est à rapprocher des données que nous avons obtenues en collaboration avec TERROINE et BONNET en ce qui concerne le rendement énergétique par rapport aux variations de concentration du comburant. Les mesures faites, à ce point de vue, sur le *Sterigmatocystis* et dont les résultats sont reproduits ci-dessous, montrent que quelle que soit la teneur du milieu en oxygène, la valeur du rendement énergétique reste constante.

Teneur en O ² de l'atmosphère..	20 %	50 %	80 %	100 %
Chaleur de combustion par gr..	4.718	4.820	4.790	4.756
Rendement énergétique.....	0,59	0,57	0,57	0,58

Si on considère les résultats que nous avons apporté avec BONNET dans un travail où nous avons étudié l'influence de la teneur en oxygène du milieu sur l'intensité respiratoire des animaux poïkilothermes, en même temps que sur les végétaux dont il vient d'être question, et si on tient compte des données acquises par les physiologistes ayant envisagé le problème d'une façon générale, on voit que tous les organismes ne réagissent pas de la même façon aux variations de la concentration du milieu en oxygène.

Les différences constatées chez les végétaux — et la question peut se poser pour tous les êtres vivants —, peuvent-elles s'expliquer par les différences de leur mode de vie, ou par le degré de complexité de leur organisation ?

Il est bien évident que les contradictions relevées entre les résultats observés chez les divers végétaux, quand on réunit toutes les observations faites par les différents auteurs, ne peuvent, en aucune manière de voir, s'expliquer par le fait que les plantes étaient les unes aquatiques et les autres aériennes, puisque dans nos expériences les végétaux submergés que nous avons utilisés ont manifesté, tout au moins dans de très larges limites, la même indifférence, vis-à-vis des varia-

tions de la teneur en oxygène, que le *Sterigmatocystis nigra* aérien.

Le seul fait qu'il serait peut-être possible d'expliquer par le mode de vie est celui apporté par WURMSER et JACQUOT sur *Laminaria*. Les végétaux d'eau douce se comporteraient-ils autrement que les plantes marines ? Pour répondre à cette dernière question il faudrait évidemment entreprendre de nouvelles recherches sur diverses plantes vivant dans la mer.

Quant à ce qui regarde le rôle possible de la complexité de structure des organismes, il doit être à première vue rejeté si l'on tient compte des faits établis avec des êtres appartenant au même groupe végétal, puisque les Algues, suivant les genres, réagissent différemment par rapport à la richesse en oxygène du milieu ambiant, et que, d'autre part, un Champignon montre à ce point de vue la même indépendance que les Végétaux supérieurs.

D'autres facteurs doivent donc intervenir et restent à étudier. A cet égard, l'hypothèse, émise par THUNBERG et par KROGH, de l'existence d'une relation étroite entre la respiration et la tension des gaz dans les tissus d'un organisme est particulièrement intéressante. Pour eux, il y aurait indépendance de la consommation d'oxygène par rapport à la tension de ce gaz dans le milieu lorsque la tension de l'oxygène des tissus est positive vis-à-vis de celle de l'oxygène ambiant. Il n'existe malheureusement aucune donnée numérique permettant à l'heure actuelle de discuter cette question.

A quoi attribuer les fluctuations dans l'intensité de l'émission du gaz carbonique que nous avons signalées pour un même échantillon, dans les limites de concentration en oxygène où la respiration peut être considérée comme constante ? On peut supposer que le débit du gaz carbonique, chez les végétaux submergés, ne se fait pas régulièrement mais par à-coups. On peut encore admettre l'intervention du phénomène signalé par PFEFFER que lorsqu'un organisme passe brusquement d'un milieu à un autre où la pression partielle de l'oxygène n'est pas la même, il y a adaptation, mais le passage à un nouvel équilibre ne se fait que progressivement ; il se

produit alors des réactions de passage, des réactions secondaires. S'il en est ainsi, on peut supposer que pendant un certain temps, à la suite des changements de la composition gazeuse du milieu, il y a, dans les échanges respiratoires, des perturbations, des variations d'intensité, variations d'importance plus ou moins considérable suivant les conditions expérimentales, et peut-être aussi suivant les êtres utilisés.

CONCLUSIONS

En résumé, nos recherches montrent que pour le *Sterigmatocystis nigra* la teneur en oxygène de l'atmosphère n'exerce pas d'influence sur son intensité respiratoire ; cette intensité est, à pression normale, la même dans l'air et dans l'oxygène pur.

Les végétaux vivant en eau douce, Algues ou Phanérogames, peuvent supporter des variations importantes de concentration en oxygène du milieu où ils vivent sans que leur respiration soit modifiée d'une façon sensible.

Les modifications n'apparaissent que lorsque l'eau est très fortement sur ou sous-oxygénée. L'intensité respiratoire augmente dans le premier cas et diminue dans le second, mais les variations restent toujours assez faibles.

DEUXIÈME PARTIE

Rôle des facteurs morphologiques

CHAPITRE I

SEXE ET RESPIRATION CHEZ LES VEGETAUX

§ I. — HISTORIQUE

Dès que les physiologistes se sont occupés de la respiration des végétaux, ils ont été amenés à faire des comparaisons entre les valeurs que présentent les différents organes de la plante au point de vue de l'énergie respiratoire. Ainsi l'analogie morphologique qui existe entre les feuilles et les fleurs, celles-ci n'étant que des feuilles modifiées en vue de la reproduction, les a conduits à l'étude comparée de la respiration des organes foliaires et des organes reproducteurs de la plante.

DE SAUSSURE, dès 1822, constata qu'à volume égal les fleurs absorbent plus d'oxygène que les feuilles appartenant au même végétal. Mais si les résultats expérimentaux montrent que, dans la majorité des cas, les organes sexuels ont une intensité respiratoire plus forte que les plantes entières, il n'en est cependant pas toujours ainsi, puisque chez le *Lis* c'est l'inverse qui se produit. Cet auteur a aussi montré que, dans l'inflorescence de l'*Arum*, une prépondérance assez nette au point de vue respiratoire était marquée par les parties mâles sur les régions femelles. Enfin de mesures faites sur les

éléments reproducteurs de plantes à fleurs dielines telles que la Courge et le Maïs, DE SAUSSURE conclut que les organes mâles absorbent plus d'oxygène que les organes de l'autre sexe ; mais là encore le phénomène n'est pas général puisque chez le Chataignier ce sont les fleurs femelles qui ont la respiration la plus forte.

Les recherches de CAHOURS sur la respiration des fleurs, entreprises beaucoup plus tard, et d'ailleurs beaucoup plus étendues, ont montré que dans les différents verticilles floraux la respiration ne se fait pas avec la même intensité ; la corolle, notamment, présente une énergie respiratoire plus faible que celle des organes sexuels.

AMM, dans son étude sur la respiration intramoléculaire des plantes, au cours de la comparaison avec la respiration normale, a fourni quelques indications sur la valeur présentée par cette dernière chez les fleurs et les feuilles provenant des mêmes pieds de *Calendula officinalis*, ainsi que par les pétales et par les feuilles portés sur un même rameau de Rosier. D'après ses chiffres, alors que chez le Rosier les pièces de la corolle ont montré une respiration légèrement supérieure à celle des feuilles assimilatrices, l'émission du CO_2 , rapportée au poids frais, s'est montrée identique chez les fleurs et les organes foliaires du Souci.

BONNIER et MANGIN, dans leurs recherches sur les variations de la respiration au cours du développement, ont apporté des chiffres qui montrent que chez le Tabac les fruits et les fleurs présentent une intensité respiratoire plus élevée que celles des feuilles.

La comparaison, faite par CURTEL, des échanges gazeux de la fleur et de la feuille met en évidence qu'à poids égal, le débit des gaz est plus élevé chez la première que chez la seconde. Cet auteur a aussi trouvé que l'activité respiratoire manifestée par le calice est moins énergique que celle de la corolle et, qu'en outre, les boutons respirent plus que les fleurs épanouies. Cette dernière observation est d'ailleurs en désaccord avec les données expérimentales plus récentes de A.

MAIGE, qui indiquent que l'intensité respiratoire de la fleur va en augmentant au cours du développement.

Mme G. MAIGE dans un premier travail s'est préoccupée de la respiration des organes reproducteurs des Phanérogames. Elle a constaté que, dans toutes les espèces étudiées, les parties sexuées des fleurs présentaient une énergie respiratoire de 2 à 7 fois plus forte que celle des feuilles appartenant aux mêmes plantes. Ses résultats établissent donc, d'une façon définitive, la généralité du fait établi par ses prédécesseurs. Par ailleurs, elle déduit de ses expériences qu'à masse égale, le pistil respire plus que l'étamine, ce qui est en contradiction avec les conclusions de DE SAUSSURE. Toutefois, chez quelques espèces utilisées par G. MAIGE, on peut faire une constatation inverse.

Dans une étude plus importante, ce dernier auteur a abordé le problème d'une façon plus générale, et a fait porter ses observations sur un nombre plus élevé d'espèces. En ce qui concerne l'importance comparative de la respiration des organes reproducteurs, ses résultats montrent que sur 15 cas étudiés, 9 seulement font ressortir une prédominance très nette de la respiration du pistil. G. MAIGE n'en conclut pas moins à la supériorité respiratoire du pistil sur l'étamine. D'autres mesures, faites avec des grains de pollen, l'amènent à la conclusion que les cellules sexuelles respirent davantage que les cellules ordinaires des feuilles. D'autre part les résultats obtenus avec des Cryptogames vasculaires, Fougères et Equisétinées, prouvent que les organes porteurs de spores ont une intensité respiratoire plus forte que celle des parties stériles correspondantes de ces plantes.

Enfin, de la comparaison, établie par A. MAIGE, des échanges gazeux présentés par le pied et le chapeau de quelques Champignons appartenant au groupe des Agaricinées, il résulte que si le quotient respiratoire est le même pour les parties séparées des appareils sporifères de ces végétaux, l'intensité respiratoire du chapeau qui porte les cellules reproductrices est beaucoup plus élevée que celle du pied qui n'est formé que de cellules végétatives.

Ainsi donc, les mesures faites par les différents auteurs montrent que la respiration des verticilles floraux se trouve être toujours plus active que celle des feuilles ordinaires, et qu'en outre, parmi les pièces florales, les feuilles modifiées en vue de la reproduction, carpelles et étamines, respirent plus fortement que les pièces du périanthe. Il en est de même pour les cellules sexuelles vis-à-vis des cellules ordinaires. Mais en ce qui est du rapport des intensités respiratoires des organes sexués eux-mêmes, on ne saurait invoquer une règle générale et adopter la conclusion des auteurs qui affirment que les organes femelles présentent une supériorité sur les organes mâles, puisque nous avons vu, d'après les expériences les plus dignes de foi, que, dans au moins 30 p. 100 des cas, une telle affirmation se trouve en défaut. Si bien qu'en définitive, il est permis de supposer qu'en multipliant les mesures, on arriverait, au sujet de la valeur comparée du métabolisme respiratoire des éléments sexuels végétaux à l'incertitude la plus complète.

Mais si, comme cela semble bien acquis, les cellules et organes reproducteurs respirent plus activement que leurs homologues stériles, on peut se demander si, chez les végétaux dioïques, la nature du sexe joue un rôle dans l'intensité des manifestations métaboliques.

La question de l'influence possible du sexe sur la respiration est d'ordre général en Physiologie, et, sans vouloir insister sur l'importance de ce facteur dans les manifestations physiologiques des animaux, nous signalerons que BENEDICT dans l'établissement du métabolisme de base chez l'Homme a, en dehors du poids, de la taille et de l'âge, attribué au sexe un certain coefficient qui intervient dans le calcul de la dépense énergétique.

De multiples recherches postérieures à celle de BENEDICT et portant sur divers espèces, en particulier celles de RIDDLE sur le Pigeon, tendent à montrer que, chez les Homéothermes, il y a toujours une nette infériorité de l'intensité des échanges chez la femelle ; et cela, bien entendu, en laissant de côté les périodes d'activité sexuelle marquée.

Il n'est donc nullement impossible qu'en dehors de toute

manifestation sexuelle, le sexe commande une certaine valeur des échanges pour la totalité de l'organisme.

§ II. — OBJET DU TRAVAIL

Nous avons donc cherché à savoir si, chez les végétaux où les organes reproducteurs sont séparés et portés par des pieds différents, le sexe pouvait avoir une influence sur l'énergie respiratoire de la plante prise en totalité, ou en fragments, au moment de la floraison, ou encore sur les portions stériles d'un semblable végétal, récoltées, soit pendant la période d'activité sexuelle, soit en dehors de cette période.

Si le sexe intervient comme facteur dans le métabolisme général, son rôle doit se manifester ailleurs que dans les organes sexuels eux-mêmes, sinon les différences d'intensité respiratoire signalées entre ces derniers pourraient être dues non pas à une activité particulière au sexe, mais tout simplement au fait que les organes sexuels différents n'offrent pas, à poids égal, la même proportion de cellules actives, ou que les cellules sexuelles présentent un chimisme plus intense que les autres.

§ III. — CHOIX DU MATERIEL ET TECHNIQUE DES MESURES

Pour rechercher si le sexe a une influence sur l'intensité respiratoire des plantes prises en totalité ou sur leurs divers organes séparés, on ne peut évidemment que s'adresser à des plantes dioïques, les plantes monoïques ne pouvant tout au plus que permettre des comparaisons, sans grande valeur d'ailleurs, portant sur les fragments de rameaux munis de fleurs mâles ou de fleurs femelles.

Nous avons fait appel, comme matériel expérimental, à trois espèces, l'une annuelle, *Mercurialis annua*, les deux autres pérennantes, *Urtica dioica* et *Ginkgo biloba*.

La récolte des échantillons d'une même espèce était faite aux mêmes heures de la journée.

Quand il s'est agi de rameaux, fertiles ou stériles, ils étaient prélevés, pour l'un et l'autre sexe, sur des plantes

voisines ayant végété dans les mêmes conditions au point de vue du sol et de l'exposition à la lumière. Les rameaux utilisés étaient, dans les deux cas, de même longueur et portaient le même nombre de feuilles. Lorsque nous nous sommes adressé seulement à des organes foliaires provenant d'arbres de sexe différent, les mesures ont été faites avec des lots renfermant un nombre assez élevé d'organes comprenant limbe et pétiole ; les feuilles des deux lots à comparer présentaient sensiblement même développement en surface et même poids moyen. Si le matériel employé était formé de plantes entières, celles-ci étaient récoltées à proximité les unes des autres et elles étaient de même taille.

Le matériel mis en expérience était traité de la même façon qu'il a été dit en ce qui concerne la préparation préalable à la mesure de la respiration. Pour celle-ci nous avons utilisé le même dispositif et le même procédé opératoire que précédemment. Les mesures ont porté sur des durées de deux à trois heures et demie. Elles ont été faites à diverses températures, la même pour deux lots à comparer. Pour assurer au point de vue thermique une grande rigueur comparative, les mesures étaient toujours pratiquées deux par deux, l'une avec les échantillons appartenant à des plantes mâles, l'autre avec des exemplaires homologues d'origine femelle et provenant d'individus de la même espèce. Les deux flacons servant de chambres respiratoires étaient, dans ces opérations jumelées, immergés au même moment dans le même thermostat. Les mesures comparatives commençaient et se terminaient donc en même temps.

L'émission du gaz carbonique a été rapportée au poids frais et au poids sec.

§ V. — RESULTATS EXPERIMENTAUX ET DISCUSSION

On trouvera, dans les tableaux XIV, XV, XVI, toutes les données se rapportant aux expériences portant sur la recherche de l'influence du sexe sur l'intensité du phénomène respiratoire chez les végétaux. Leur examen conduit aux constatations suivantes.

TABLEAU XIV

Urtica dioica (rameaux).

Date	Nombre, nature et état des organes	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Teneur en eau en p. 100	Tempé- rature d'expé- rience	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé (en mgr.)	Intensité respiratoire (mgr. CO ² dégagé par heure)	
								par 100 gr. frais	par 100 gr. sec
<i>Urtica dioica</i> : rameaux fertiles									
21 Septembre 1927	13 rameaux ♀ avec Fl. et jeunes Fr.	46.2	11.9378	74.1	20-21°	3.15	101.1 91.1	67.3	260.5
	13 — ♂ avec Fleurs	38.2	9.5368	74.9				73.6	293.3
22 Septembre 1927	11 — ♀ Fl. et jeunes Fr.	30.3	7.5516	75.0	21°	3	64.6 57.8	71.0	285.1
	11 — ♂ Fl.	25.0	6.5184	73.9				77.0	295.4
<i>Urtica dioica</i> : rameaux stériles prélevés sur plantes fleuries									
28 Septembre 1927	12 rameaux sur pieds ♀	21.2	4.1971	80.3	20°5	3.30	63.5 51.6	85.5	432.2
	12 — ♂	18.8	3.9834	78.8				78.4	370.0
29 —	28 — ♀	43.2	10.6908	75.2	20°5	3	111.5 120.6	86.0	347.5
	28 — ♂	43.5	10.5373	75.7				92.4	380.7
4 Octobre 1927	25 — ♀	43.2	10.3725	75.9	20°20°5	3	128.8 120.5	99.3	413.8
	25 — ♂	45.0	12.0398	73.2				89.2	333.0

TABLEAU XV

Mercurialis annua (plantes entières).

Date de la récolte	Nombre, nature et état des organes	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Teneur ch. eau en p. 100	Tempé- rature	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par h ^{re}) par 100 gr. frais	par 100 gr. sec
12 Septembre 1927	8 plantes ♀ avec fleurs	48.0	6.4263	86.6	20°	3.15	118.8	76.0	568.2
	8 — ♂ —	44.5	6.1692	86.1			118.4	81.8	590.5
13 — —	3 — ♀ fleurs et fruits	33.0	4.4670	86.4	19°5-20°	3.30	77.8	67.2	497.4
	3 — ♂ fleurs	32.5	4.7076	85.5			86.3	75.6	523.4
14 — —	3 — ♀ fleurs et fruits	37.0	4.7670	87.1	20°	3.30	83.0	64.0	497.3
	3 — ♂ fleurs	37.0	4.4635	87.9			84.1	64.8	538.1
15 — —	3 — ♀ fleurs et fruits	39.0	5.0192	87.1	20°	3.30	76.2	55.6	433.7
	3 — ♂ fleurs	39.0	5.1011	86.9			81.5	59.4	456.3
23 — —	16 — ♀ fleurs et fruits	41.8	5.8116	86.0	21°5	3	93.0	74.1	533.4
	16 — ♂ fleurs	42.0	5.8380	86.2			94.9	75.3	539.9
27 — —	6 — ♀ fleurs et fruits	41.2	6.8831	83.2	20°5-21°	3	96.3	77.8	466.3
	6 — ♂ fleurs	40.8	6.3750	84.3			102.8	83.9	537.4

TABLEAU XVI

Ginkgo biloba (feuilles).

Date de la récolte	Nombre et nature des organes	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Teneur en eau en p. 100	Tempé- rature	Durée de la mesure en heures	CO ₂ dégagé en mgr.	Intensité respiratoire (mgr. CO ₂ par h ^{re}) par 100 gr. frais par 100 gr. secs
17 Septembre 1927	60 feuilles d'arbre ♀ (pétioles et limbes)	51.51	13.8485	73.1	20°	3	28.1	18.1
		57.42	17.3257	69.8			39.8	23.0
20 Septembre 1927	70 — ♀	64.32	16.8039	73.8	20°	3	40.2	20.8
		58.20	14.7430	74.6			35.0	20.0
23 Mai 1928.....	100 — ♀	68.90	15.1965	77.9	32°	2	197.2	143.1
		68.90	13.8609	79.8			210.7	152.9
29 Mai 1928.....	81 — ♀	54.20	10.3192	80.9	30°	2	84.9	78.3
		54.20	10.4935	80.6			85.0	78.4
1 ^{er} Juin 1928.....	80 limbes d'arbre ♀	63.54	13.8521	78.2	30°	2	107.4	84.5
		63.36	13.3711	78.9			102.3	81.0
8 Juin 1928.....	90 — ♀	70.44	17.5450	75.1	28°-29°	2	82.6	58.6
		70.44	17.2480	75.5			80.2	56.9

Les mesures jumelées faites en septembre avec des lots de rameaux d'*Urtica dioica* porteurs de nombreuses fleurs, soit mâles, soit femelles, indiquent, au point de vue respiratoire, une légère supériorité des rameaux provenant de pieds mâles sur ceux récoltés sur plantes femelles ; la différence varie de 3 à 12 p. 100 en prenant comme base de comparaison la respiration des sujets mâles. Si l'on admet la conclusion générale de G. MAIGE, on devait s'attendre à une différence inverse, puisque d'après cet auteur le pistil respire plus intensément que l'étamine. Nous voyons qu'il n'en est rien. D'un autre côté vu la petitesse des fleurs, malgré leur nombre, malgré leur énergie respiratoire plus forte que celle des organes végétatifs, le faible poids qu'elles présentent par rapport au poids total du rameau ne permet guère de supposer que c'est une proportion inégale d'organes sexuels qui provoque les différences d'intensité respiratoire.

Voyons maintenant ce qui se produit quand on fait appel à des plantes entières pour l'étude de la question. Le tableau XV renferme les chiffres se rapportant aux mesures faites sur *Mercurialis annua* ; les individus appartenant à cette espèce ont pu être employés en totalité, ce que nous n'avons pu faire avec les pieds d'*Urtica dioica*. En outre, chez la Mercuriale, les fleurs sont assez peu nombreuses, elles ne peuvent vraiment, du fait de leur activité respiratoire particulière et de leur poids, être cause d'importantes variations, ce qui détruit l'objection faite plus haut. Or les six doubles mesures réalisées sur cette espèce ont toutes donné, pour les pieds mâles, une intensité respiratoire plus élevée que chez les pieds femelles de mêmes dimensions, la différence en faveur des individus mâles variant de 1 à 15 p. 100. Est-ce là simple coïncidence, ou faut-il de ces expériences conclure à une influence de la nature du sexe sur le phénomène respiratoire ?

Nous avons déjà dit que si le sexe intervient dans la respiration pour en modifier l'activité, son rôle doit se faire sentir dans toute la plante, aussi bien dans les organes végétatifs que dans les organes reproducteurs eux-mêmes. Afin

de nous rendre compte s'il y a vraiment une influence due au sexe, nous avons mesuré et comparé l'activité respiratoire de rameaux stériles d'Ortie provenant de pieds de sexe différent ; les chiffres obtenus (tableau XIV) montrent des différences dans l'intensité des échanges gazeux qui sont en faveur, tantôt des tiges prélevées sur plantes mâles, et tantôt de celles récoltées sur pieds de l'autre sexe. C'est dire qu'avec de tels résultats on ne peut tirer une conclusion valable.

Dans le tableau XVI, on trouve les données se rapportant aux expériences faites à deux époques de l'année, en mai et en septembre, sur les feuilles de deux arbres de *Ginkgo biloba*, l'un mâle, l'autre femelle, distants de quelques mètres et de même âge. Les organes foliaires ayant servi aux mesures étaient comparables entre eux par le poids, la surface et les conditions de récolte. Les chiffres d'intensité respiratoire sont, dans quatre expériences sur six, pour les mêmes conditions expérimentales, tout à fait identiques.

Dans deux cas seulement nous avons constaté une différence de 13 et de 17 p. 100 en faveur des feuilles provenant du pied mâle.

Si nous remarquons que les différences importantes constatées, pour toutes les espèces étudiées, dans l'activité respiratoire des organes provenant de plantes n'ayant pas même sexe, correspondent ordinairement à des variations de la teneur en eau, tandis que lorsque la richesse en eau est la même dans les échantillons des deux lots comparés, les différences dans l'émission du gaz carbonique sont nulles ou insignifiantes, on est en droit d'admettre que c'est là, sinon la cause essentielle, mais au moins un facteur susceptible d'expliquer les variations observées dans l'intensité respiratoire, sans avoir à faire appel à la notion de sexe. G. MAIGE avait d'ailleurs déjà attiré l'attention sur l'importance des variations de teneur en eau dans les comparaisons des manifestations respiratoires des organes sexués, en signalant toutefois que pareille considération ne pouvait être invoquée pour expliquer l'énergie respiratoire considérable manifestée par les grains de pollen comparativement aux autres éléments.

CONCLUSIONS

Les différences observées dans l'activité respiratoire des végétaux de sexe différent, placés dans des conditions expérimentales identiques, sont si peu importantes que l'on ne saurait attribuer au sexe une influence sur la respiration. A notre avis, on peut considérer ce facteur comme négligeable dans le calcul de l'intensité métabolique de ces êtres.

CHAPITRE II

INFLUENCE DE L'ETAT DU DEVELOPPEMENT SUR LA RESPIRATION DES VEGETAUX

EXPOSÉ DES RECHERCHES FAITES ANTÉRIEUREMENT SUR LA QUESTION

Si on procède à des mesures d'intensité respiratoire sur des individus appartenant à la même espèce végétale, mais pris à différents états de l'évolution, ou si l'on étudie les échanges d'organes semblables à divers stades de leur croissance, on s'aperçoit très vite que les valeurs trouvées, rapportées au poids des plantes et des organes considérés, sont très variables; aussi, nombreux ont été les physiologistes qui se sont intéressés aux répercussions que pouvaient avoir, sur l'intensité des échanges gazeux, l'état de développement de différentes parties de la plante.

Dans l'étude précédente se rapportant au sexe, nous avons mentionné les travaux de DE SAUSSURE, de CAHOURS, de CURTEL et de G. et A. MAIGE, qui portent à conclure que d'une façon générale, les organes floraux montrent une intensité respiratoire qui diminue avec l'âge. Une exception cependant doit être faite pour le gynécée dont, d'après A. MAIGE, les échanges gazeux rapportés au poids frais augmentent ordinairement au cours du développement.

GARREAU, dès 1851, avait montré que les feuilles jeunes respiraient avec une intensité plus grande que les feuilles âgées de même espèce. Ceci fut confirmé plus tard par les observations de MOISSAN sur les organes foliaires de Maronnier.

A. MAYER, d'une part, et RISCHAWI, d'autre part, tous les deux en opérant sur des germinations, ont trouvé que la respiration augmentait au début du développement. D'après le pre-

mier le maximum d'intensité respiratoire des plantules de Blé se produirait, à 11°8, quinze ou seize jours après le début de la germination, et huit jours après à 23°8. Les chiffres de RISCRAWI montrent que, pour les germinations de *Triticum*, la valeur maxima de la respiration correspond à la grande période de croissance et qu'elle est atteinte au bout d'une dizaine de jours de germination, ensuite elle décroît. Chez la Fève, le maximum une fois atteint, la courbe de l'intensité respiratoire présente un palier qui se maintient pendant vingt jours avant que la chute ne se produise.

Ces deux auteurs n'ayant pas tenu compte des variations de poids des plantes expérimentées, les chiffres trouvés ne donnent pas la véritable valeur des échanges gazeux.

BONNIER et MANGIN, après avoir signalé le manque de précision des recherches antérieures, exposèrent leurs résultats expérimentaux concernant les variations de la respiration avec le développement des végétaux obtenus dans une étude faite sur une plante annuelle, *Nicotiana tabacum*, sur quelques arbustes à feuilles persistantes, ainsi que sur un certain nombre d'espèces arborescentes ou arbustives. De leurs résultats ils tirèrent les conclusions suivantes :

« L'intensité du phénomène respiratoire varie avec le développement.

« Les plantes annuelles présentent un maximum d'intensité pendant la période germinative et un second maximum au moment de la floraison.

« Les plantes vivaces développées ont aussi deux maxima, le premier au moment de l'évolution des bourgeons, le second lors de la floraison. »

Il est indéniable, d'après les expériences de BONNIER et MANGIN, que les feuilles respirent avec plus d'énergie lorsqu'elles viennent de s'épanouir que lorsqu'elles arrivent à complet développement. Les mesures faites à cet égard sur les feuilles du Fusain du Japon montrent très nettement que l'émission de CO², rapportée au volume de l'organe pris comme unité, va sans cesse en décroissant depuis le bourgeon jusqu'à la fin de leur cycle vital. Mais il n'en est pas de même avec les

feuilles de Tabac : en juin celles-ci ont présenté une intensité qu'exprime le chiffre de 0,170 ; en novembre elle est signalée par les auteurs comme étant 0,080. Si nous remarquons que la première valeur d'intensité a été établie à une température de 26°-27° et la deuxième à 12°-16°, cette différence de température dans les conditions expérimentales est suffisante pour expliquer la variation dans l'émission du CO² et il semble alors difficile de conclure, comme l'ont fait BONNIER et MANGIN, à une diminution notable de l'activité respiratoire des feuilles de juin à novembre.

Nous signalerons aussi que les mesures faites par ces auteurs manquent un peu de précision, du fait que souvent au cours d'une même expérience, la température a varié de plusieurs degrés.

Par ailleurs ces physiologistes ont comparé l'intensité respiratoire de plantules en germination avec celle des feuilles, des fleurs et des fruits. Avec des résultats obtenus séparément sur des fragments de végétaux on ne peut logiquement conclure à la valeur de la respiration des plantes entières.

Les expériences de BONNIER et MANGIN ne peuvent donner lieu qu'aux constatations suivantes : 1°) les différents organes d'une plante ne respirent pas avec la même intensité ; 2°) en période germinative il semble bien que l'intensité respiratoire est plus élevée qu'à un autre moment du développement ; 3°) chez les feuilles, la valeur de la respiration diminue avec l'âge. Pour ce dernier point la remarque faite plus haut montre d'ailleurs que les résultats des mesures sur feuilles de Tabac, ne sont pas démonstratifs.

NICOLAS opérant sur des limbes foliaires, des fragments de tiges, feuillés ou non, appartenant à de nombreuses espèces, a montré, d'une façon très précise, par la méthode de l'air confiné et en rapportant l'intensité respiratoire au poids frais des organes, que les parties aériennes des plantes ont, à l'état jeune, une énergie respiratoire plus forte que les mêmes organes pris à leur complet développement.

Rapportant l'activité des échanges gazeux à l'unité physiologique et histologique, la cellule, BÉZAGU, en partant de

deux hypothèses, 1°) que le nombre des cellules est le même pour des feuilles adultes de même espèce et de même surface, et 2°) que ce nombre est le même dans la feuille jeune et dans la feuille adulte, est arrivé à la conclusion, basée sur des mesures, que l'intensité respiratoire de la cellule est faible à l'état jeune, qu'elle croît ensuite pour atteindre un maximum à l'âge où la feuille est adulte, et qu'ensuite elle décroît au fur et à mesure que celle-ci vieillit. Par contre rapportée au poids frais, la respiration des organes foliaires décroît régulièrement avec l'âge.

Il faut arriver jusqu'aux travaux récents de KIDD, WEST et BRIGGS pour trouver des observations portant sur des plantes prises dans leur intégrité, et encore, sous ce rapport, ces auteurs ne se sont-ils préoccupés que des stades jeunes de végétation puisque, tant que les plantes ne pesaient pas plus de 10 gr. elles étaient utilisées entières, mais pour les individus plus gros l'intensité respiratoire était établie avec des organes séparés, tiges, feuilles et fleurs. Ils ont étudié les variations de la respiration avec l'âge en s'adressant à des plantes de *Helianthus tuberosus* provenant d'un même semis et récoltées à différents stades de développement. Ils ont établi l'indice respiratoire en rapport avec l'âge, cet indice exprimant le nombre de milligrammes de CO_2 fourni par gramme de substance sèche et par heure, à 10°, et constaté que l'indice après être resté stationnaire pendant environ trois semaines, diminuait ensuite à peu près régulièrement pendant le reste du cycle vital, de façon à tomber au dixième de sa valeur primitive au bout de quatre mois de développement.

Ces physiologistes ont aussi montré, confirmant ainsi les résultats obtenus par leurs prédécesseurs, que les feuilles de la partie terminale des tiges présentaient une intensité respiratoire plus élevée que celles des organes foliaires placés plus bas et par conséquent s'étant développés plus tôt. Mais contrairement à ce qu'on pouvait attendre, les régions méristématiques de la tige ont présenté un indice respiratoire qui s'abaisse avec l'âge de la plante utilisée.

HOOVER et GUSTAFSON ont employé une méthode qui

paraît rationnelle quant au choix des échantillons. Ils ont pris des plantes, principalement des Graminées, chez lesquelles le développement des feuilles continue à se produire tant que les inflorescences ne sont pas formées. Laissant de côté les feuilles de la partie basilaire de la tige qui étaient déjà en voie de dégénérescence, ils ont mesuré la respiration de celles se trouvant en bon état de végétation en les prélevant à différentes hauteurs sur une même plante. Ils ont rapporté le gaz carbonique émis au poids sec de la substance et constaté que le cycle respiratoire ne correspond pas à la grande période de croissance. Les feuilles jeunes de Maïs, de Sorgho, d'Avoine et de Blé, d'après leurs mesures, respirent moins que les limbes plus âgés. Il n'y a que les feuilles de Topinambour et les portions de tige de Maïs qui ont montré une diminution de la respiration avec l'âge.

Tout en reconnaissant l'élégance de l'expérimentation, une remarque s'impose au sujet de la technique utilisée dans ces recherches. Pour établir l'intensité respiratoire les auteurs ont mesuré le CO_2 dégagé pendant un temps variant de 18 à 22 heures; ce temps paraît bien long, non pas que les réserves fussent insuffisantes dans les organes pour assurer pendant la mesure la combustion normale, mais il est à craindre qu'avec une telle durée les feuilles, surtout les jeunes, n'aient subi une importante perte d'eau défavorable à la régularité des échanges.

D'après les résultats expérimentaux de HAFENRICHTER, qui a étudié la respiration de deux variétés de Soja depuis le début de la germination jusqu'à l'épuisement des réserves cotylédonnaires, c'est-à-dire du troisième au quatrième jour jusqu'au trentième et même jusqu'au quarante-septième jour de développement sans apport nutritif extérieur, il y aurait d'importantes variations dans l'intensité respiratoire des sujets mis en expérience.

En effet, pour des stades très voisins, et ceci dans la période moyenne de développement ou l'inanition ne se fait pas encore sentir, soit après 15 ou 20 jours de germination,

il se produit, d'un jour à l'autre, des variations brusques et importantes d'activité respiratoire de l'ordre de 100 p. 100 et même davantage ; le gaz carbonique étant rapporté au poids sec originel des graines. De telles différences paraissent inexplicables même en tenant compte de la croissance, d'autant plus qu'elles se produisent dans un sens aussi bien que dans l'autre. Il s'en suit donc qu'il n'y a ni constance dans la valeur des échanges gazeux, ni même périodicité régulière.

En plus des variations que nous venons de mentionner, il apparaît de l'examen des résultats de HAFENRICHTER que l'intensité maxima de la respiration se produit pendant les premiers jours de la germination.

A part ces recherches faites sur végétaux supérieurs, on ne possède qu'assez peu d'observations sur l'influence de l'état de développement sur la respiration des organismes inférieurs et en particulier sur les végétaux autotrophes.

Parmi les Thallophytes, les Algues ont servi à quelques physiologistes pour la détermination de l'activité respiratoire. C'est ainsi que GARREAU, BONNIER et MANGIN ont fourni, mais en petit nombre, des résultats de mesures faites sur quelques-uns de ces Cryptogames. Des données plus nombreuses peuvent être trouvées dans les travaux de KOLKWITZ et de KYLIN. Mais c'est KNIEP et surtout HARDER qui ont apporté la contribution la plus importante à l'étude de la respiration de ces végétaux en faisant porter leurs expériences sur de très nombreuses espèces. Les chiffres fournis montent pour les mêmes espèces des différences considérables suivant les auteurs. C'est ainsi que les résultats de KYLIN sont beaucoup plus élevés que ceux de HARDER et que les intensités respiratoires établies par ce dernier physiologiste sont de deux à dix fois supérieures à celles indiquées par KNIEP pour les mêmes Algues. Si l'on tient compte des températures expérimentales les différences sont encore plus marquées.

Outre des variations spécifiques importantes, les données des auteurs cités nous montrent que dans une même série de recherches, la valeur des échanges gazeux change très sensi-

blement d'un individu à l'autre et souvent d'un jour à l'autre pour le même échantillon.

Pour ce qui est de l'influence de l'âge sur la respiration des Algues, HARDER, par quelques mesures comparatives, a montré que, d'une façon générale, les parties les plus jeunes d'un même thalle respirent plus intensément que les portions situées en dehors des zones d'accroissement. Quand il y a un pédoncule, celui-ci présente une activité respiratoire moindre que celle du limbe. Mais si les individus jeunes ont ordinairement des échanges gazeux plus importants que les sujets adultes de même espèce, le fait n'est pas général, puisque, d'une part, d'après ce physiologiste, les jeunes frondes de *Chondrus crispus* respirent moins à l'état jeune que plus âgées, et que, d'autre part, un exemplaire de *Porphyra leucosticta* a manifesté une émission de CO_2 qui, toutes choses égales d'ailleurs, était un peu supérieure à celle d'un lot, de même poids, formé de vingt individus jeunes.

Parler de l'âge d'un microorganisme, Algue ou Champignon, ne signifie rien au bout d'un temps très court de développement, car si on s'adresse à une culture on y trouve des cellules ou des filaments qui sont, les uns apparus peu de temps après l'ensemencement, les autres de formation récente. Avec ces êtres inférieurs on ne peut donc exprimer l'état où ils se trouvent que par la durée de la culture, le temps au bout duquel on fait des prélèvements ou la récolte complète des organismes.

La plupart des auteurs qui ont étudié la respiration des Champignons, lorsqu'ils se sont adressés pour cela à des cultures d'âge variable, n'ont fait que des mesures à titre comparatif sans tenir compte du poids des mycéliums employés ; ils n'ont par conséquent, en aucune façon, mis en évidence l'action de la durée de culture sur la valeur des échanges gazeux. Seuls les chiffres expérimentaux fournis par KOSTYSCHEW, tout en n'étant pas établis pour montrer l'influence de l'état de développement sur l'activité respiratoire de l'*Aspergillus niger*, permettent toutefois de se rendre compte, en les comparant, de

la diminution de l'intensité de la respiration du deuxième au quatrième jour de culture.

GAUCHERY, qui s'est préoccupé de l'influence de l'âge des cultures de Bacille de Kiel et de Sarcine jaune sur les échanges gazeux, n'a fait, lui aussi, que des mesures comparatives en se basant sur le temps mis par les organismes pour absorber tout l'oxygène de l'air renfermé dans les récipients où ils se trouvaient. Ses chiffres montrent que le temps nécessaire à cela est d'autant plus long que la culture est plus âgée. Bien que ce physiologiste n'ait pas tenu compte de la croissance, le phénomène de l'abaissement de l'énergie respiratoire corrélativement à la durée de culture paraît évident chez les Bactériacées.

On ne possède donc à l'heure actuelle sur les Thallophytes que fort peu de renseignements au sujet des variations que peut présenter la respiration de ces organismes au cours de leur développement.

D'autre part, de l'exposé des résultats acquis sur la question des rapports entre l'activité des échanges gazeux des végétaux supérieurs et leur état de développement, il se dégage qu'à part HOOVER et GUSTAFSON les physiologistes admettent que l'intensité respiratoire, rapportée au poids, frais ou sec, va en diminuant avec l'âge dans les différents organes. Mais aucun de nos prédécesseurs n'a suivi d'une façon rigoureuse le cours des échanges gazeux chez les Phanérogames, en prenant les plantes, en totalité, y compris les racines, depuis la période germinative jusqu'à la fin du cycle vital. C'est là une lacune que nous nous sommes proposé de combler.

La mesure de l'intensité respiratoire d'une plante totale, phanérogamique et terrestre, exigeant le sacrifice de cette dernière, il va de soi que les mesures comparatives d'intensité respiratoire d'une espèce prise à différents stades de son évolution ne peuvent se faire sur le même individu, et que pour résoudre le problème posé, il faut faire la comparaison sur des sujets ayant subi les mêmes conditions de culture.

Mais la mesure qu'ils avancent en âge les plantes d'une même espèce ne croissent pas toujours d'une façon très régu-

lière ; le même semis ne donne pas des individus absolument identiques, quelles que soient les précautions prises pour leur obtention. Pour un même temps de développement les dimensions et le poids varient fréquemment d'un individu à l'autre ; la taille n'est donc pas la même, et ceci pour des raisons difficiles à dégager. On ne peut donc quand on s'adresse à des plantes entières séparer l'âge et la taille, cette dernière étant exprimée par le poids.

La question de l'importance de la taille dans l'étude du métabolisme des êtres vivants a, depuis longtemps, préoccupé les physiologistes. Les tentatives faites sur les animaux homéothermes pour trouver une unité de métabolisme en rapportant l'intensité des processus vitaux au poids de l'être aboutissent, il y a environ 50 ans, à la suite des observations de REGNAULT et REISET, à l'établissement de la « loi des tailles ». Cette loi traduit la constatation que, chez les Homéothermes, l'intensité des échanges gazeux est d'autant plus considérable qu'à poids égal, l'animal est plus petit. Le poids seul ne peut donc donner aucune indication quant à la dépense énergétique d'un animal, et l'on ne saurait établir, en se basant sur cette seule donnée, des comparaisons valables entre les valeurs présentées par les diverses espèces d'Homéothermes lors de la mesure de leurs manifestations métaboliques.

En Physiologie végétale, on a l'habitude de rapporter les chiffres obtenus en mesurant les phénomènes à l'unité de poids de la substance fraîche ou sèche ; ce faisant on admet, implicitement, que le poids peut servir de terme de comparaison valable. A défaut de meilleure unité, nos comparaisons seront faites en considération de la masse des plantes ou organes utilisés dans nos expériences.

Les données acquises sur l'activité respiratoire, exprimée en fonction du poids, présentée par les nombreux végétaux qui ont été étudiés à ce point de vue jusqu'à maintenant, rendent illusoire la possibilité d'établir, en ce qui concerne la taille, des comparaisons judicieuses entre les différentes espèces. Ce n'est pas parce qu'une plante est petite qu'elle respire, à poids égal, plus intensément qu'un individu d'une espèce plus grande.

On ne peut donc songer, dans le monde végétal, à l'existence d'une « loi des tailles » analogue à celle formulée pour les animaux homéothermes. Mais comme, à l'intérieur d'une espèce végétale, à égalité d'âge, les dimensions varient fréquemment d'un individu à l'autre, on est en droit de penser à une influence possible de la taille sur l'activité respiratoire telle qu'il y ait, interspécifiquement, lieu de supposer qu'il existe une relation de cause à effet entre l'importance de la masse et la respiration ; les variations dans les dimensions entraînant des différences corrélatives dans la valeur des échanges gazeux, ceux-ci étant rapportés à l'unité de poids.

OBJET DE NOS RECHERCHES

En raison :

du manque de renseignements sur l'activité respiratoire manifestée par des microorganismes récoltés après des temps variables de culture ;

des contradictions récemment apportées par HOOVER et GUSTAFSON à l'opinion ancienne sur l'influence de l'âge dans le processus respiratoire chez les organes foliaires des végétaux supérieurs ;

de l'insuffisance de données sur les variations de l'intensité des échanges gazeux de ces organismes au cours du cycle vital complet ;

nous nous sommes posé les questions suivantes :

1°) Ensemencée sur un milieu donné, dans des conditions de culture bien définies, une Moisissure va s'y développer jusqu'à épuisement de tous ses éléments nutritifs ; or va-t-elle présenter au cours de ce développement, rapportée au poids du mycélium, une même intensité respiratoire : ou bien, au contraire, la grandeur des échanges gazeux va-t-elle se modifier, et si oui, dans quel sens et dans quelle mesure ? En un mot, dans quelle proportion la durée de culture va-t-elle exercer son action sur la respiration du Champignon ?

2°) Les feuilles des végétaux supérieurs montrent-elles

bien, comme la plupart des physiologistes l'admettent, une diminution graduelle de la respiration avec l'âge ?

3°) Les plantes entières appartenant à des espèces phanérogamiques variées, vont-elles avec l'accroissement en âge et en dimensions présenter des valeurs de l'intensité respiratoire telles qu'il soit permis de conclure : soit à une influence régulière de l'âge et de l'état de développement, influence caractérisée ou non par l'existence de maxima dans le cycle vital ; soit à l'influence de facteurs apparaissant avec l'âge et l'augmentation de la masse du végétal, mais sans relation directe avec eux, et dont l'importance rend illusoire toute comparaison d'ordre métabolique basée sur la simple connaissance du poids des organismes végétaux étudiés ?

A. — INFLUENCE DE LA DUREE DE CULTURE SUR L'INTENSITE DES ECHANGES GAZEUX D'UN CHAMPIGNON

§ I. — TECHNIQUE

CHOIX DE L'ORGANISME ET CONDITIONS DE DÉVELOPPEMENT.

— Notre choix a porté sur la Mucédinée connue sous le nom de *Sterigmatocystis nigra*, à cause de l'abondance des récoltes que l'on peut obtenir dans un temps très court.

Le Champignon était cultivé, comme précédemment, sur milieu salin de CZAPEK additionné de 5 p. 1000 de sulfate d'ammoniaque et 3 p. 100 de glucose ; on ajoutait 8 gouttes d'acide sulfurique pur par litre pour empêcher le développement des Bactéries.

Les cultures étaient faites dans des fioles d'ERLENMAYER de 400 cm³ de capacité, à raison de 100 cm³ de solution nutritive par récipient. Onensemait largement, puis les fioles étaient portées à l'étuve obscure maintenue à une température constante de 33°-34°.

A cause de la grande rapidité de développement de la Moisissure nous avons jugé inutile d'autoclaver avant l'ensemencement.

DÉTERMINATION DE L'INTENSITÉ DES ÉCHANGES. — La mesure des échanges gazeux a été faite par simple évaluation de la quantité de gaz carbonique dégagé à l'obscurité pendant un temps assez court, sensiblement le même dans tous les cas considérés — 3 à 4 heures —, à la température constante de 20°. Nous avons employé pour cela la méthode par déplacement d'air avec absorption du CO² émis par une solution de potasse et évaluation du gaz rejeté par la méthode pondérale.

CONDITIONS DES MESURES. — Si les Moisissures, et en particulier le *Sterigmatocystis nigra*, ont l'avantage de se développer rapidement, cette croissance rapide est un obstacle à des mesures comparatives d'intensité respiratoire car, pour peu que la méthode employée dans l'évaluation de la respiration nécessite un temps assez long, le Champignon placé sur un milieu de culture normal continue à croître d'une quantité appréciable pendant la durée de la mesure ; il en résulte que la respiration ainsi exprimée ne représente pas la seule respiration élémentaire. Il y a donc lieu, pour éviter les erreurs importantes, d'empêcher ou tout au moins de réduire autant que possible la croissance pendant la durée de la mesure. Pour cela le moyen le plus simple nous a paru être de supprimer, dans le substratum, la source azotée au moment de la mesure, c'est ce que nous avons fait.

Au bout d'un temps variant de 2 à 11 jours, suivant les cas, les cultures étaient sorties de l'étuve et laissées à la température ordinaire (18°-20°) pendant environ 30 à 40 minutes, afin de les amener progressivement à une température voisine de celle à laquelle devait être faite la mesure de l'intensité respiratoire. Au bout de ce temps, le liquide de culture était enlevé par décantation, en ayant soin de ne pas mouiller la surface des mycéliums. Le liquide prélevé était remplacé, suivant les cas, par une quantité sensiblement équivalente tantôt de liquide de CZAPEK, additionné de 3 p. 100 de glucose, tantôt de liquide salin seul. Au bout de 7 à 8 minutes, on décantait à nouveau, et le liquide était remplacé par une solution semblable. Cette opération était répétée trois fois dans les mêmes

conditions ; elle avait pour but d'enlever les traces de substance azotée, ou d'azote et de sucre, pouvant rester adhérentes aux mycéliums. Après ces trois lavages, on introduisait sous le Champignon environ 75 à 80 cm³ de la solution appropriée sur laquelle devait reposer le mycélium pendant la mesure. Ensuite la fiole était fermée à l'aide d'un bouchon de caoutchouc muni de deux tubes de verre pour l'arrivée et la sortie de l'air et, après avoir été convenablement lestée, elle était introduite dans le thermostat. Avec des cultures jeunes présentant une intensité respiratoire suffisamment grande pour donner lieu à un dégagement de CO² assez important pour être mesuré correctement, une seule culture était employée dans chaque mesure. A un âge plus avancé, deux ou trois cultures étaient réunies dans un récipient assez grand pour que les mycéliums puissent y rester étalés ; nous nous servions dans ce cas d'un grand flacon de KITASATO dont la tubulure latérale était utilisée pour l'arrivée de l'air ; la sortie se faisait par un tube de verre traversant le bouchon de caoutchouc qui fermait la fiole.

Après la mise au thermostat du récipient renfermant le Champignon, et avant d'intercaler les flacons absorbeurs à potasse et à acide sulfurique sur le trajet de l'air circulant dans l'appareil, on faisait passer pendant environ 20 à 25 minutes l'air sur la culture. Cette opération avait pour but la mise en équilibre thermique du mycélium, et, dans le cas de l'étude à l'inanition hydrocarbonée, elle assurait la disparition des traces de sucre qui, en dépit des lavages, pouvaient rester entre les filaments mycéliens. Au cas, peu probable, où une très faible quantité serait restée sur le mycélium, elle aurait été rapidement utilisée du fait de la respiration du Champignon pendant ces 20 à 25 minutes. Ce temps était d'ailleurs employé pour peser les absorbeurs de BENDER-HOBEIN ; ceux-ci, après pesée, étaient placés sur le trajet du courant d'air, et à partir de ce moment la mesure commençait. Dans ces conditions, avant chaque mesure, le mycélium était donc resté environ 40 à 50 minutes sur le milieu approprié, sucré ou non.

KOSINSKI a montré que, pendant les premières heures, même dans le cas de l'inanition complète, il ne se produit pas

de changement notable dans la valeur de l'intensité respiratoire. La diminution des échanges gazeux ne se fait sentir que si l'on prolonge l'expérience à l'inanition assez longtemps, par suite de la disparition des réserves cellulaires combustibles du Champignon. Cependant, surtout dans le cas de l'inanition hydrocarbonée, il n'y a pas intérêt à faire porter la mesure sur un temps trop long ; c'est pourquoi toutes nos mesures ont été faites sur des périodes de 3 à 4 heures.

Après pesée des absorbeurs pour la détermination du gaz carbonique émis, les cultures étaient lavées plusieurs fois à l'eau ordinaire, séchées aussi complètement que possible entre de feuilles de papier filtre, puis pesées, et ensuite portées à l'étuve à 110° jusqu'à poids constant pour l'établissement de la teneur en eau. L'intensité respiratoire était alors calculée en rapportant le poids du gaz carbonique dégagé par heure au gramme sec de mycélium.

CONTRÔLE ET JUSTIFICATION DE LA MÉTHODE DES MESURES.

— Quoique les intensités respiratoires du *Sterigmatocystis nigra* à différentes périodes de son développement aient été établies à l'aide de cultures faites dans des conditions identiques, et malgré les constatations faites par KOSINSKI sur la régularité des échanges gazeux au cours des premières heures de respiration sur un milieu privé de l'un ou de plusieurs des éléments rentrant dans la composition d'un liquide nutritif normal, il nous a paru nécessaire de suivre, heure par heure, le dégagement du gaz carbonique pour voir si l'émission de CO² ne subit pas, dans un sens déterminé, de variations telles que les quantités fournies par calcul, en fin d'expérience, ne puissent donner l'expression exacte de l'intensité respiratoire des mycéliums.

A cet effet, les mesures suivantes ont été faites, à 20°, à l'aide de cultures placées sur liquide CZAPEK renfermant 3 p. 100 de glucose :

CO² dégagé (en milligrammes)

				1 ^{re} heure	2 ^e heure	3 ^e heure	Moyenne par heure
1	culture de 2 jours...			32.0	33.7	34.9	33.5
1	"	3	" ..	31.4	27.2	28.9	29.1
1	"	4	" ..	12.8	11.3	11.6	11.9
2	"	5	" ..	14.9	14.2	16.2	15.1
3	"	7	" ..	11.5	13.2	12.1	12.2

Avec des cultures reposant sur simple milieu salin sans glucose ni azote, nous avons obtenu les chiffres suivants :

CO² dégagé (en milligrammes)

				1 ^{re} heure	2 ^e heure	3 ^e heure	Moyenne par heure
1	culture de 2 jours..			11.3	12.6	10.1	11.3
1	"	3	" ..	8.3	8.1	9.9	8.7
3	"	6	" ..	7.3	8.7	8.1	8.0

Comme on le voit par ces exemples, les variations dans l'émission de gaz carbonique, d'une heure à l'autre, pendant les trois premières heures de respiration, soit à l'inanition azotée, soit à l'inanition azotée et hydrocarbonée, sont relativement peu importantes. Ces faibles variations ne se produisent d'ailleurs pas toujours dans le même sens; à partir du moment où commence la mesure, on ne constate pas une diminution ou une augmentation graduelle de la respiration; par conséquent l'intensité respiratoire mesurée sur trois ou quatre heures, et rapportée ensuite à l'unité de temps, paraît donc bien être l'expression réelle de la respiration et la méthode employée peut être considérée comme satisfaisante.

§ II. — RESULTATS EXPERIMENTAUX

Deux séries d'expériences ont été exécutées.

Dans la première, série A, nous avons envisagé l'étude de la respiration de mycéliums de *Sterigmatocystis nigra* récoltés au bout d'un temps de culture variant de 2 à 11 jours. Les mycéliums étaient prélevés et traités de la façon indiquée dans la technique. La valeur de la respiration était établie lors d'un séjour de 3 à 4 heures sur liquide identique au milieu nutritif, mais dépourvu d'azote.

Nous n'avons commencé les mesures qu'après un développement minimum de 48 heures, c'est-à-dire seulement à partir du moment où les filaments mycéliens sont suffisamment développés et forment un feutrage assez résistant pour se prêter aux manipulations. Nous avons dû nous arrêter après 11 jours car à partir de là, l'intensité respiratoire est trop faible pour être mesurée avec assez de précision quand on ne s'adresse pas à un poids trop élevé de mycéliums.

Dans une deuxième série expérimentale, série B, la respiration a été mesurée sur des cultures âgées de 2 à 9 jours en plaçant les mycéliums après récolte sur simple liquide salin de CZAPEK, donc sur milieu ne renfermant ni azote ni glucose. Cette deuxième série d'expériences a été faite surtout à titre de comparaison et comme vérification de la marche du phénomène.

Pour une durée déterminée de culture dans chaque série expérimentale nous avons fait de 12 à 19 mesures de respiration.

A titre d'exemples, les tableaux XVII et XVIII renferment toutes les données se rapportant aux mesures faites, à 20°, sur milieu glucosé avec des mycéliums prélevés 2 et 3 jours après l'ensemencement.

Dans chaque tableau sont portés : le poids frais de chaque culture, son poids sec, sa teneur en eau, la durée de la mesure, la quantité de gaz carbonique dégagé, et l'intensité respiratoire rapportée à l'heure et au gramme de substance sèche.

TABLEAU XVII

Age des cultures : 48-52 heures.

Température 20°.

Poids frais de la culture en gr.	Poids sec en gr.	Eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² dégagé par heure en mgr.	Intensité respiratoire CO ² (mgr.) dégagé par heure et par gr. sec
4.6565	1.1846	74.5	3	83.7	27.90	23.5
5.2918	1.2227	76.7	3	72.1	24.03	19.4
4.5669	1.1557	74.7	3.30	106.9	30.54	26.4
4.8541	1.3708	71.7	3	103.3	34.43	25.1
3.9018	1.1583	70.3	3	98.8	32.93	28.4
4.6583	1.1424	75.4	3	87.6	29.20	25.6
3.4808	0.9470	72.8	3	66.1	22.03	23.2
4.4744	1.1746	73.7	3	79.6	26.53	22.5
5.0153	1.3318	73.4	3	100.9	33.63	25.2
4.0368	0.9745	75.8	3.15	88.3	27.16	27.8
5.2966	1.4415	72.7	3.30	130.0	37.14	25.7
5.3878	1.4244	73.5	3.30	107.6	30.74	21.5
4.5912	1.3207	71.2	3	90.1	30.03	22.7
4.8933	1.3408	72.6	3	96.5	32.16	23.9
5.5614	1.2709	77.1	3	86.6	28.86	22.7
4.8040	1.2715	73.5	3	82.8	27.60	21.7
6.0940	1.2615	79.3	3	79.6	26.53	21.0
5.2722	1.3820	73.8	3	94.2	31.40	22.7
5.2104	1.2565	75.9	3	100.6	33.53	26.6

TABLEAU XVIII

Age des cultures : 3 jours.

Température 20°.

Poids frais de la culture en gr.	Poids sec en gr.	Eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² dégagé par heure en mgr.	Intensité respiratoire CO ² (mgr.) dégagé par heure et par gr. sec
4.4335	1.1862	73.2	3	53.8	17.93	15.1
5.8330	1.2483	78.6	3	69.8	23.26	18.6
4.3555	1.0614	75.6	3	39.2	13.06	11.9
5.4073	1.2207	77.4	3	49.9	16.63	13.6
5.1008	1.0962	78.5	3	36.4	12.13	11.0
5.9026	1.2731	78.4	3	64.0	21.33	16.7
4.7072	1.0400	77.9	3	35.8	11.93	11.4
4.5230	0.9808	78.3	3	36.7	12.23	12.4
4.3774	1.2250	72.0	3	61.0	20.33	16.5
5.7123	1.3082	77.1	3	69.5	23.16	17.7
4.7082	1.2680	73.0	3	62.5	20.83	16.4
4.6455	1.2035	74.1	3	36.2	12.06	10.0
5.1809	1.2172	76.4	3	39.0	13.00	10.6
5.4669	1.5522	71.6	3	71.2	23.73	15.2
5.3983	1.5144	71.9	3	64.2	21.40	14.1

TABLEAU XIX

SÉRIE A. — Respiration sur milieu salin de Czapek + 3 p. 100 de glucose.

Age des cultures	Nombre de mesures	Poids sec moyen d'une culture en gr.	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par gr. sec et par heure)
48-52 heures.....	19	1.2443	23.9
3 jours.....	15	1.2263	14.0
4 »	16	1.0234	9.1
5 »	15	0.9460	5.7
6 »	14	0.8664	4.2
7 »	13	0.8891	3.0
9 »	13	0.8408	2.1
11 »	13	0.7811	1.4

TABLEAU XX

SÉRIE B. — Respiration sur milieu salin de Czapek

Age des cultures	Nombre de mesures	Poids sec moyen d'une culture en gr.	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par gr. sec et par heure)
48-56 heures.....	14	1.1124	10.2
3 jours.....	15	1.1183	6.4
4 »	12	1.0012	4.7
5 »	12	0.9345	3.1
7 »	12	0.8693	1.7
9 »	12	0.8532	1.2

Les moyennes de toutes nos valeurs expérimentales sont réunies dans les tableaux XIX pour la série A et XX pour la série B.

Deux courbes N° 6, A et B, où sont portées en abscisses les temps de culture, exprimés en jours, et en ordonnées les intensités respiratoires correspondantes, traduisent, d'une façon très objective, l'ensemble des résultats.

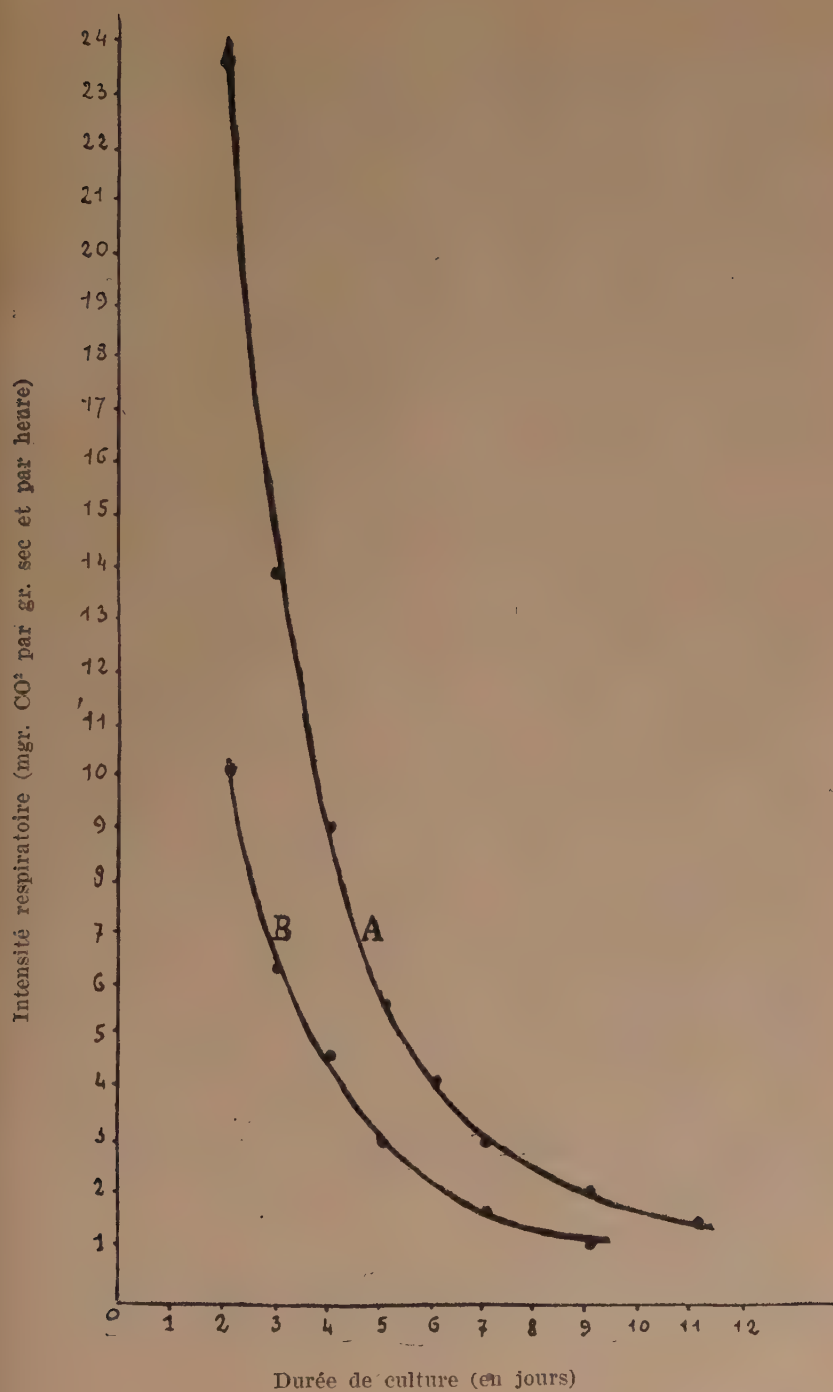
§ III. — DISCUSSION DES RESULTATS

Les données expérimentales réunies dans les tableaux permettent les constations de fait suivantes.

Les cultures de *Sterigmatocystis nigra* ont atteint leur maximum de poids sec vers le troisième jour de développement. Les tableaux des moyennes montrent qu'après cette période, le poids sec diminue d'une façon à peu près régulière. Une courbe de croissance établie avec ces valeurs moyennes aurait sensiblement la même allure que celle fournie par MOLLIARD pour le même Champignon. A partir du moment où le poids sec diminue, ce qui correspond à l'apparition des appareils conidiens et à l'épuisement partiel du milieu, la Moisissure continue à vivre, grâce à ses réserves d'abord, et ensuite à l'aide des produits de la destruction de certaines cellules au cours de l'autolyse.

L'examen des données figurant aux tableaux XVII et XVIII et se rapportant à l'intensité respiratoire montre qu'après un temps déterminé de culture les mycéliums développés dans les mêmes conditions peuvent présenter entre eux des différences assez importantes dans la valeur des échanges gazeux. A quoi faut-il attribuer ces variations ? Très probablement au fait que, pour des raisons qui nous échappent, la vitesse et l'importance du développement peuvent varier d'une façon assez sensible, d'où il résulte des différences qui apparaissent nettement quand on examine les poids secs des cultures de même âge.

De telles variations indiquent la nécessité, pour chaque stade et pour chaque série expérimentale, de nombreuses me-



N° 6. — Courbes représentant les variations de l'intensité respiratoire chez le *Sterigmatocystis nigra* en fonction de la durée de culture.

sures afin d'obtenir par des moyennes des chiffres qui soient bien l'expression approchée de la respiration.

Comme nous nous sommes adressé à des cultures prises à des périodes très voisines de développement et en raison des variations que nous venons de signaler, il arrive que les valeurs extrêmes de l'intensité respiratoire des Champignons récoltés à un temps déterminé peuvent, dans certains cas, être voisines des chiffres extrêmes fournis par les mesures établies sur des mycéliums provenant de cultures ensemencées en même temps, mais prélevées un jour plus tôt ou un jour plus tard.

Si on ne tient compte que des valeurs moyennes, on constate qu'il y a très nettement, chez le *Sterigmatocystis nigra*, au fur et à mesure que le temps de séjour sur le milieu se prolonge, une diminution rapide de l'émission du gaz carbonique, et ceci aussi bien avec les mycéliums placés en simple inanition azotée qu'avec ceux mis à respirer sur un milieu dépourvu d'azote et de glucides. Cette diminution est telle que dans l'un et l'autre cas, l'intensité respiratoire est environ au bout de 9 jours, 8 à 11 fois moins élevée qu'elle ne l'était chez le Champignon 2 jours après l'ensemencement.

TAMIYA a récemment signalé que nos valeurs d'intensité respiratoire trouvées sur le *Sterigmatocystis nigra* sont nettement inférieures à celles fournies par KOSTYTSCHEW dans ses mesures de respiration faites sur la même Mucédinée. Lui-même a d'ailleurs indiqué pour une espèce voisine, *Aspergillus oryzae*, des échanges gazeux qui sont quatre fois plus faibles que ceux notés par KOSTYTSCHEW. Le premier auteur attribue cette différence à l'état des cultures. Il y aurait aussi à tenir compte des conditions expérimentales, car ces deux physiologistes ont établi l'intensité respiratoire d'après des temps de mesure — 24 à 48 heures — beaucoup plus longs que les nôtres.

Quoi qu'il en soit de la valeur propre de la respiration, les observations de TAMIYA ont confirmé les nôtres, à savoir : la diminution rapide des échanges gazeux avec la durée de

séjour d'une culture de Champignon sur une quantité primitive et fixe de liquide nutritif.

La comparaison des valeurs expérimentales fournies dans nos deux séries de mesures montre, d'autre part, qu'à l'inanition azotée et hydrocarbonée, la respiration ne représente plus qu'une valeur égale aux 44 à 47 p. 100 de ce qu'elle était quand le mycélium reposait sur un milieu nutritif non azoté mais renfermant des sels minéraux et un glucide directement assimilable. Cette observation concorde avec celle que POURIEWITSCH avait faite en étudiant les variations de la respiration de l'*Aspergillus niger* en rapport avec la quantité et la qualité des substances combustibles du substratum.

Ce résultat peut être aussi comparé à celui obtenu par FLEROFF dans la recherche de l'influence de l'inanition sur la respiration du *Mucor Mucedo* et de l'*Agaricus campestris*. Ce chercheur a constaté que l'intensité respiratoire de la Moississure placée sur eau pure était inférieure de 50 à 60 p. 100 à celle observée sur milieu maltosé. KOSINSKI quelque temps plus tard, dans un important travail sur la physiologie de l'*Aspergillus niger*, a montré que la respiration de cette Mucédinée diminuait brusquement chez le Champignon lavé et placé soit sur eau ordinaire, soit sur solution de chlorure de sodium isotonique au liquide nutritif de Wehmer, la diminution atteignant 50 p. 100 de la respiration normale.

Après nous, TAMURA comparant la respiration de l'*Aspergillus oryzae* sur milieu normal et sur eau distillée, a retrouvé le même phénomène avec une accentuation encore plus forte de l'abaissement de l'activité respiratoire, puisque celle-ci, sur eau, s'est montrée égale seulement au quart de ce qu'elle était sur milieu nutritif.

Pour terminer nous remarquerons que l'abaissement des échanges gazeux en fonction de la durée de culture du *Sterigmatocystis nigra* présente dans la série A une analogie frappante avec celui que l'on constate dans la série B, et que les courbes traduisant l'allure du phénomène sont à peu près identiques dans l'un et l'autre cas.

§ IV. — CONCLUSIONS

De l'étude de l'intensité respiratoire des mycéliums de *Sterigmatocystis nigra* récoltés après des temps variables de culture, il résulte que :

1°) L'intensité des échanges gazeux, déterminée par l'émission du gaz carbonique, manifeste une diminution extrêmement rapide avec le prolongement de la durée de séjour sur le milieu primitif. Sa valeur s'abaisse presque de moitié du deuxième au troisième jour ; elle est 8 à 11 fois plus faible au bout de 9 jours que 2 jours après l'ensemencement.

2°) Tout mycélium, quel qu'il soit, présente une respiration bien moins intense placé sur simple milieu salin que sur ce même milieu additionné de glucose.

B. — ACTION DE L'AGE ET DES VARIATIONS DE POIDS SUR LA RESPIRATION DES PLANTES SUPERIEURES

§ I. — TECHNIQUE

CHOIX DU MATÉRIEL. — Pour étudier les variations d'intensité respiratoire avec l'âge chez les végétaux supérieurs, nous nous sommes adressé soit à des feuilles, soit à des plantes totales.

Les feuilles réduites à leur limbe, par sectionnement du pétiole, appartenaient à des espèces variées. C'est ainsi que les mesures ont porté : sur des limbes d'organes foliaires jeunes ou plus ou moins âgés d'un arbre à feuilles caduques, *Tilia grandifolia*, dont les feuilles étaient récoltées à différents niveaux le long de branches semblables situées sensiblement à la même distance du sol ; sur des limbes d'arbustes à feuilles persistantes, *Ficus elastica*, *Prunus Laurocerasus*, *Aucuba japonica*, qui étaient cultivés en pleine terre ou en serre pendant l'hiver, et à l'air libre pendant la belle saison ; sur des feuilles de plantes grimpantes à feuillage caduc comme *Aristolochia tomentosa*, ou persistant comme *Hedera Helix* ; enfin quelques mesures ont été faites sur les limbes foliaires d'une plante annuelle, *Zea Mays*, prélevés, soit dans la région moyenne, soit vers la partie supérieure des tiges d'individus provenant d'un même semis et offrant sensiblement le même développement. Nous n'avons pas cru devoir multiplier les mesures, tous les exemples étudiés ayant confirmé les observations faites antérieurement à HOOVER et GUSTAFSON.

Presque toutes nos mesures ont eu lieu en juillet et en octobre, il n'y a que celles portant sur *Aucuba japonica* qui ont été échelonnées sur toute l'année. En tout cas, l'influence des températures antérieurement subies a été éliminée en ne procédant aux mesures qu'après les périodes pendant lesquelles la température est restée douce. Pour la même raison, lorsque nous avons étudié la respiration au cours du cycle vital

à peu près complet de plantes annuelles prises en totalité, c'est-à-dire de la germination jusqu'à la formation des fruits, la mise en terre des graines a été faite en fin d'hiver ou au printemps, en serre tempérée, et, pour l'obtention d'individus avancés en âge et en taille, les jeunes plants ont été mis en plein air pendant les mois de mai et de juin ; de cette façon les plantes ont pu arriver jusqu'à la fin de leur développement sans avoir subi de températures excessives.

Comme espèces développées dans de telles conditions nous avons utilisé les suivantes : *Phaseolus multiflorus*, *Vicia Faba* et *Lupinus albus*.

D'autre part, un certain nombre d'expériences ont été faites avec des plants complets de *Brassica Napus*, d'*Allium Porrum* et d'*Epilobium hirsutum*.

Beaucoup de nos expériences portant sur tout le cycle vital d'une espèce ont été réalisées avec des sujets de poids variés, mais pris à différentes époques de développement (*Phaseolus*, *Pisum*, *Vicia*).

D'autres mesures faites sur des Fèves ont été mises à part car les individus, bien que de poids très différents, ont été prélevés dans le même semis, à la même époque de l'année, comme en font foi les données expérimentales. Ils étaient exactement au même stade de végétation puisqu'ils présentaient tous des fleurs de récente formation. Ces plantes nous ont donc servi à l'étude de la seule influence des variations de dimensions sur la respiration.

La recherche de l'influence possible du facteur taille nous a aussi guidé dans le choix des échantillons appartenant aux espèces suivantes, *Epilobium hirsutum*, *Brassica Napus* et *Allium Porrum*, les individus ayant été récoltés à la même époque de l'année au voisinage les uns des autres dans les mêmes plantations.

MESURE DE LA RESPIRATION. — Les limbes foliaires et les plantes entières traités avec les précautions d'usage quant à la récolte, le nettoyage, le temps de séjour préalable, etc... ont

été mis à respirer pendant des temps variant de deux à quatorze heures.

Toutes les mesures ont été faites à 20°.

Pour les plantes terrestres l'évaluation du gaz carbonique émis a été obtenue par la méthode ordinaire déjà décrite.

Dans quelques mesures, lorsque la quantité de matériel était faible, nous avons fait absorber le gaz carbonique par une solution de baryte placée dans des tubes de PETTENKOFER et le CO² dégagé a été évalué par titration avec une solution décinormale de HCl.

§ II. — RESULTATS EXPERIMENTAUX

Les données relatives à toutes les expériences entreprises au sujet de l'action de l'âge sur la respiration des plantes phanérogamiques sont condensées dans les tableaux XXI à XXIX.

§ III. — EXAMEN ET DISCUSSION DES RESULTATS

L'étude des valeurs numériques qui figurent dans les différents tableaux conduit aux constatations suivantes.

Chez toutes les feuilles étudiées, qu'elles proviennent de plantes herbacées, d'arbustes ou d'arbres, qu'elles soient persistantes ou caduques, la respiration, rapportée au poids frais ou au poids sec, s'est toujours montrée nettement plus forte dans les limbes jeunes que dans les organes semblables d'âge plus avancé. La différence est d'autant plus sensible que l'écart est plus considérable entre les états de développement. Ceci est particulièrement mis en évidence, dans le tableau XXI, par les chiffres d'intensité respiratoire fournis, en juillet, par les feuilles de *Ficus* et de *Hedera*, dont les plus jeunes exemplaires étaient de récente formation, car ils avaient été prélevés au voisinage de l'extrémité des rameaux, tandis que les échantillons plus âgés avaient été récoltés, les uns à la base de rameaux formés au printemps et les autres sur des tiges de l'année précédente.

Lorsqu'on a affaire à des feuilles caduques l'écart dans

TABLEAU XXI

Limbes foliaires.

Date de la récolte	Nombre et nature des organes	Poids frais total en gr.	Poids de l'unité en gr.	Poids sec total en gr.	Eau en p. 100	CO ² dégagé par heure en mgr.	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par heure)	
							par gr. frais	par gr. sec
11 Juillet.....	10 limbes adultes de <i>Tilia grandifolia</i>	41.57	4.157	15.5526	62.59	27.93	0.671	1.795
11 »	25 » agés	32.14	0.803	12.5499	60.96	21.26	0.661	1.694
3 »	20 » jeunes <i>Aristolochia tomentosa</i>	29.62	1.481	5.9443	79.94	15.56	0.525	2.617
3 »	20 » adultes	33.74	1.687	8.9114	73.60	16.73	0.495	1.877
4 »	5 » jeunes de <i>Zea Mays</i>	50.26	10.052	10.0846	79.94	27.36	0.544	2.716
4 »	5 » adultes	37.61	7.522	6.0142	84.01	11.86	0.315	1.971
3 »	5 » jeunes de <i>Ficus elastica</i>	36.25	7.250	11.5876	68.04	9.40	0.259	0.811
3 »	5 » agés	31.27	6.254	10.4302	66.65	5.36	0.171	0.513
6 »	100 » très jeunes de <i>Hedera Helix</i>	22.813	0.228	5.6276	75.34	14.10	0.618	2.505
6 »	25 » adultes	61.28	1.532	18.2742	70.18	17.58	0.286	0.959
10 »	40 » très agés	41.09	1.027	14.2428	65.34	5.90	0.143	0.414
19 Octobre.....	70 » très jeunes	20.82	0.297	6.5135	68.72	16.56	0.795	2.542
7 »	6 » très jeunes de <i>Ficus elastica</i>	63.50	10.583	12.4754	80.36	16.13	0.254	1.292
7 »	4 » jeunes	26.20	6.550	7.5020	71.37	7.43	0.283	0.990
11 »	4 » agés	35.20	8.800	11.3963	67.63	5.86	0.166	0.514
17 »	36 » jeunes <i>Prunus Laurocerasus</i>	45.42	1.261	17.9684	60.44	13.80	0.303	0.768
17 »	30 » agés	52.37	1.745	21.0423	59.82	8.65	0.165	0.411

les valeurs de l'intensité respiratoire est d'autant plus faible que la période d'apparition des feuilles est plus courte. Ainsi la différence est encore assez marquée chez les organes foliaires de l'*Aristolochia* qui produit des feuilles nouvelles pendant une grande partie de la belle saison, tandis qu'elle est à peine sensible chez le *Tilia* dont les organes foliaires apparaissent tous pendant les mois de mai et de juin.

Contrairement aux constatations faites par HOOVER et GUSTAFSON, chez les feuilles de Maïs nous avons trouvé une diminution très nette de la respiration avec l'âge et non une augmentation. Toutefois, n'ayant pris connaissance du travail de ces physiologistes que tardivement, nous n'avons pu faire de mesures de vérification, soit sur d'autres feuilles de Maïs, soit sur les autres Graminées ayant servi à l'établissement de leurs données expérimentales. Cette vérification semble d'autant plus nécessaire que, d'une part, nous avons formulé une critique sur leur mode opératoire, et que, d'autre part, nous remarquons d'après nos données que, contrairement à tous les autres limbes foliaires, les seules feuilles de Maïs ont montré une teneur en eau plus élevée dans les organes âgés que dans les organes jeunes.

On a signalé depuis longtemps la faible intensité respiratoire présentée par les plantes de serre. Nos mesures portant sur *Aucuba japonica* (Tableau XXII) montrent qu'une même espèce présente, cultivée en pleine terre et à l'air, des échanges gazeux plus importants que lorsqu'elle végète en serre et en caisse une partie de l'année. Ceci est particulièrement manifeste pour les feuilles jeunes. Est-ce le fait d'une adaptation à l'habitat comme cela se produit chez les plantes vivant à l'ombre, l'activité variant, d'après A. MAYER, avec les conditions générales externes ? Ou est-ce le résultat d'un manque de substances nutritives par suite d'un épuisement partiel du substratum ? Il est possible que ces deux causes interviennent simultanément.

Au sujet des influences combinées de l'âge et de la taille, il découle de l'examen de nos chiffres expérimentaux des ta-

TABLEAU XXII

Aucuba japonica (limbes foliaires).

Date de la récolte	Nature et nombre des organes	Provenance	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ₂ dégagé en mgr.	CO ₂ (mgr.) par heure	Intensité respiratoire (mgr. CO ₂ par heure)	
									par gr. frais	par gr. sec
27 Novembre....	24 feuilles jeunes	Serre	30.29	9.5058	68.62	3	13.8	4.60	0.151	0.483
4 Décembre....	20 » âgées	»	53.56	16.9302	68.40	3	12.4	4.13	0.078	0.243
23 Janvier.	15 » »	»	32.00	9.9208	69.00	3	10.3	3.43	0.107	0.345
21 Novembre ...	10 » jeunes	Jardin	35.82	10.7076	70.11	3	31.9	10.63	0.296	0.992
3 Décembre ...	20 » âgées	»	52.86	15.6164	70.46	2.30	11.5	4.60	0.087	0.294
2 Mars	15 » »	»	25.35	7.3889	70.86	3	7.0	2.33	0.091	0.315
5 Juillet.	30 » jeunes	Serre	53.37	14.9000	72.09	3	20.1	6.70	0.125	0.456
5 »	30 » âgées	»	61.55	20.7927	66.22	3	16.7	5.56	0.090	0.267
27 Août	30 » »	»	64.07	22.2375	65.27	3	15.3	5.10	0.079	0.229
16 Octobre.....	26 » jeunes	»	45.06	13.7979	69.38	3	25.1	8.36	0.185	0.605
11 »	30 » »	»	53.80	16.8877	68.98	3	24.2	8.06	0.149	0.477
16 »	29 » âgées	»	57.15	18.3490	67.90	3	19.3	6.43	0.112	0.350
11 »	30 » »	»	69.50	21.2420	69.40	3	20.8	6.93	0.099	0.326

bleaux XXIII à XXV que, d'une façon générale, l'intensité respiratoire, exprimée par le CO^2 émis rapporté au poids, subit au cours du cycle vital une diminution, sinon régulière, du moins assez nette. C'est le cas chez le Haricot, le Pois, le Lupin et la Fève si l'on ne considère que l'allure générale du phénomène. Toutefois l'intensité respiratoire rapportée au poids sec, qui paraît être un meilleur terme de comparaison que le poids frais à cause des variations, légères cependant, de la teneur en eau, montre, pour des plantes de poids voisins, des différences assez importantes. C'est ainsi que des germinations de *Lupinus albus*, de poids moyen de 2 gr. 03 et 2 gr. 04, ont fourni des intensités respectives de 2,21 et 3,44 ; pour d'autres, pesant 2 gr. 75 et 2 gr. 79 l'unité, les chiffres correspondants de respiration ont été 3,50 et 2,55. Relevons aussi que chez les *Vicia Faba* de même poids : 5 gr. 66, les quantités horaires de CO^2 ont été par gr. sec de 3 mgr. 69 et de 2 mgr. 70 ; et cependant ces chiffres ont été établis avec des lots comprenant plusieurs germinations, ce qui devrait atténuer les différences individuelles. Tout en étant assez grandes, ces variations dans l'intensité respiratoire sont loin d'atteindre en importance celles que nous avons relevées dans le travail de HAFENRICHTER sur les germinations de *Soja*.

Un fait ressort nettement de nos mesures sur les différentes plantes étudiées au point de vue de leur respiration pendant tout leur cycle vital, c'est que, depuis la germination jusqu'au moment de la formation des fruits, il n'apparaît aucun maximum dans l'intensité des échanges gazeux, ceux-ci étant rapportés au poids de la plante entière. Que la valeur maxima dans l'intensité respiratoire des germinations ne soit atteinte qu'au bout d'un certain temps de développement, c'est possible, sinon probable, si l'on s'en réfère aux données expérimentales de KIDD, WEST et BRIGGS, ainsi qu'à celles de HAFENRICHTER, mais aucun de nos chiffres ne permet de conclure à l'existence d'un maximum au moment de la floraison.

Le facteur âge étant éliminé d'une façon certaine, à l'intérieur d'une même espèce, des différences notables dans le poids des sujets pris au même stade végétatif vont-elles être

TABLEAU XXIII

ESPECE.	Nombre de plantes	Poids frais en gr.	Poids de l'unité en gr.	Poids sec en gr.	Eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en ingr.	CO ² dégagé par heure	Intensité respiratoire	
									par gr. frais	par gr. sec
<i>Phaseolus multiflorus</i>	6	31.5	5.25	3.2200	89.8	2	23.97	11.98	0.380	3.72
»	4	23.05	5.76	2.2740	90.1	3	20.00	6.66	0.289	2.93
»	4	28.55	7.13	2.7225	90.4	2	21.00	10.50	0.367	3.85
»	10	71.5	7.15	7.0538	90.1	3	72.6	24.20	0.343	3.43
»	10	92.0	9.20	8.7837	90.4	3.30	109.7	31.34	0.340	3.56
»	6	86.0	14.33	9.4472	83.3	3	48.0	14.33	0.166	1.51
<i>Pisum sativum</i>	30	66.0	2.20	5.1585	92.3	2.30	26.0	10.40	0.157	2.01
»	15	217.0	14.53	20.1628	90.7	2.30	94.7	37.88	0.174	1.87
» (avec jeunes fruits)	4	184.0	46.00	24.8460	86.5	2.30	68.0	27.20	0.147	1.09

TABLEAU XXIV

Lupinus albus (plantes entières).

Nombre de plantes	Poids frais en gr.	Poids de l'unité en gr.	Poids sec en gr.	Eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par heure)		Observations
								par gr. frais	par gr. sec	
16	30.20	1.88	2.3300	92.29	2.30	20.2	8.08	0.267	3.46	
23	46.5	2.02	—	—	2.45	34.6	12.58	0.270	—	
6	12.20	2.03	1.3214	89.16	3	8.8	2.93	0.240	2.21	
11	22.5	2.04	1.9158	91.48	3	19.8	6.60	0.293	3.44	
11	29.1	2.64	2.1230	92.71	2.30	16.3	6.52	0.223	3.07	
7	18.9	2.70	1.6000	91.54	4.15	21.7	5.10	0.269	3.18	
6	16.5	2.75	1.2571	92.39	2.30	11.0	4.40	0.266	3.50	
7	19.57	2.79	1.5090	92.29	3	11.6	3.86	0.197	2.55	
10	42.6	4.26	—	—	3	23.2	7.73	0.181	—	
16	91.5	5.71	6.6315	92.76	3	44.7	14.90	0.162	2.24	
15	106.0	7.06	7.9957	92.46	3	49.8	16.60	0.156	2.07	
8	91.5	11.43	9.7585	89.34	3	57.7	19.23	0.210	1.97	Fl. en formation avec Fruits
3	77.0	25.66	—	—	3	33.5	11.16	0.144	—	
5	137.0	27.40	18.5115	86.49	3	69.5	23.16	0.169	1.25	avec Fl. et jeun. Fr.

TABLEAU XXV

Vicia Faba (plantes entières).

Nombre de plantes	Poids frais en gr.	Poids en gr. de l'unité	Poids sec en gr.	Eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par heure)		Observations
								par gr. frais	par gr. sec	
10	48.5	4.85	4.7106	90.29	3	57.1	19.0	0.391	4.03	
6	29.3	4.88	—	—	2.30	26.7	10.6	0.361	—	
8	42.5	5.31	4.5400	89.32	3	44.6	14.8	0.348	3.26	
7	37.5	5.35	3.6231	90.34	3	29.0	9.6	0.256	2.64	
5	28.0	5.00	—	—	2.30	26.8	10.7	0.382	—	
6	34.0	5.66	3.3800	90.06	3.30	44.0	12.5	0.367	3.69	
10	56.6	5.66	5.2150	90.79	3	42.5	14.1	0.249	2.70	
8	49.5	6.18	4.6872	90.54	3.15	40.8	12.5	0.252	2.66	
5	31.5	6.30	3.3672	89.32	3	33.6	11.2	0.355	3.32	
4	38.5	9.62	—	—	3	29.5	9.8	0.254	—	
10	130.0	13.00	11.5598	91.10	3	84.2	28.0	0.215	2.42	
7	94.0	13.43	8.7187	90.73	3.30	75.5	21.5	0.228	2.46	
5	84.0	16.80	—	—	3	58.0	19.3	0.229	—	
2	84.0	42.0	10.6540	87.32	3	86.5	28.8	0.343	2.70	
1	74.0	74.0	6.9750	90.58	3	38.5	12.8	0.173	1.83	plante fleurie
1	164.0	164.0	14.7345	88.87	3	58.2	19.4	0.118	1.31	Fl. et jeunes Fr.

liées aux valeurs fournies par la mesure des échanges gazeux ? Telle était la question que nous avons posée et dont la réponse devait nous permettre de conclure, par analogie avec ce qu'on a constaté chez les animaux, à l'existence ou à la non existence, à l'intérieur de l'espèce, d'une « loi des tailles » chez les végétaux.

En consultant nos données, nous voyons — tableau XXVII — que des lots d'*Epilobium hirsutum* comprenant des plantes avec racines, rhizomes et tiges aériennes, ont présenté au début de mai des intensités respiratoires égales à 0,84 et 0,87 bien que les échantillons aient été de poids très différent, respectivement 3 gr. 2 par unité et 61 gr. 3. A côté de cela il faut sans doute attribuer à un développement plus considérable des rhizomes par rapport au poids total le chiffre plus bas de 0,68 trouvé pour d'autres exemplaires de cette espèce.

D'autre part, les chiffres du tableau XXVIII montrent que des Poireaux récoltés en octobre, ont tous présenté une intensité respiratoire très voisine bien que les poids par unité aient été échelonnés entre 14 gr. et 166 gr. En avril, des exemplaires de la même espèce et provenant d'un même semis ont montré, en somme, des différences assez peu considérables, eu égard aux écarts importants qu'ils présentaient quant au poids. On peut faire une constatation identique avec les Poireaux mis en expérience en automne. Evidemment il y a bien quelques variations dans l'émission horaire du CO_2 exprimée par rapport au poids frais, ou au poids sec, mais on ne constate pas de concordance entre les variations correspondantes de la taille et de la respiration.

Des mesures faites sur des plantes de *Vicia Faba* de même âge et toutes en période de floraison, on pourrait conclure à une influence de la taille, les exemplaires les plus gros ayant présenté, en effet, une intensité respiratoire plus faible que celle des individus de moindre poids. Cependant on voit, d'après nos données, qu'il n'y a pas une étroite corrélation entre l'accroissement en dimensions et la baisse de la respiration, puisque, d'une part, des individus ayant un poids moyen de 52 gr., 74 gr., et 80 gr. ont sensiblement présenté le même débit

TABLEAU XXVI

Vicia Faba (plantes entières fleuries).

Date de la récolte	Nombre de plantes	Poids frais total en gr.	Poids de l'unité en gr.	Poids sec total en gr.	Eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par heure)	
									par gr. frais	par gr. sec
27 Juin....	3	156	52	12.3685	92.08	2.30	58.5	23.40	0.150	1.89
30 »	1	74	74	6.9750	90.58	3	38.5	12.83	0.173	1.83
3 Juillet..	1	80	90	7.4187	90.73	2.30	35.5	14.20	0.177	1.91
28 Juin....	1	105	105	9.4365	91.02	2.30	38.3	15.32	0.145	1.62
3 Juillet..	1	112	112	10.6043	90.54	2.30	31.0	12.40	0.110	1.16
28 Juin....	1	165	165	14.4503	91.25	2.30	51.0	20.40	0.123	1.41

TABLEAU XXVII

Epilobium hirsutum (plantes entières).

Date de la récolte	Nombre de plantes	Poids frais total en gr.	Poids de l'unité en gr.	Poids sec total en gr.	Eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par heure)	
									par gr. frais	par gr. sec
4 Mai.....	20	64	3.2	5.2100	91.86	2.30	11.0	4.4	0.068	0.84
7 »	6	162	27.0	14.4000	91.12	2.30	24.5	9.8	0.060	0.68
8 »	3	184	61.3	14.9316	91.89	2.30	32.5	13.0	0.071	0.87

TABLEAU XXVIII

Allium Porrum.

Date de la récolte	Nombre de plantes	Poids frais en gr.	Poids frais de l'unité	Poids sec total en gr.	Eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ² dégagé en mgr.	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire (mgr. CO ² par heure)	
									par gr. frais	par gr. sec
21 Octobre...	5	70.0	14.0	9.2930	86.7	3	80.2	26.73	0.381	2.87
6 » ..	2	67.0	33.5	6.9257	89.6	3	60.9	20.30	0.302	2.93
1 » ..	1	37.8	37.8	3.6255	90.4	3	31.4	10.46	0.276	2.88
5 » ..	1	62.5	62.5	6.3953	87.7	3	61.7	20.56	0.328	3.21
6 » ..	1	92.0	92.0	9.1268	90.0	3	78.0	26.0	0.282	2.84
5 » ..	1	166.5	166.5	16.6455	90.0	3	127.4	42.4	0.255	2.55
2 Décembre	6	20.0	3.33	2.7080	86.4	3.30	25.7	7.34	0.367	2.71
25 Novembre	5	22.5	4.5	2.6500	88.2	2	13.19	6.59	0.292	2.48
24 »	4	50.0	12.5	6.7325	86.5	2	37.39	18.60	0.373	2.77
20 Avril.....	8	87.0	10.87	6.2135	92.8	2.30	35.0	14.0	0.160	2.25
20 »	7	151.5	21.64	11.1732	92.6	2.30	68.3	27.32	0.180	2.44
18 »	3	168.0	56.0	12.3943	92.6	2.30	55.7	22.28	0.132	1.79
17 »	1	114.0	114.0	6.8328	94.0	2.30	35.7	14.28	0.125	2.08
17 »	1	191.0	191.0	12.2048	93.6	2.30	63.1	25.24	0.132	2.06

horaire de CO^2 par unité de masse, et que, d'autre part, une Fève de 112 gr. a manifesté une activité respiratoire moins importante que celle d'un échantillon de même âge pesant 165 gr.

A un autre point de vue, on remarquera, en comparant les chiffres des tableaux XXV et XXVI, que l'intensité respiratoire des individus de Fève, en fleurs, est toujours plus faible que celle des sujets n'ayant pas encore atteint ce stade de végétation, et que lors de la formation des fruits l'énergie respiratoire de la plante prise en totalité continue à baisser. Ces données confirment notre précédente observation sur l'absence d'un maximum au moment de la floraison. Pour qu'un tel maximum pût exister il faudrait que le poids des fleurs portées par un végétal entrât pour une part très importante dans le poids total ; encore ne serait-il qu'apparent, puisqu'il ne résulterait que de l'activité respiratoire élevée et particulière aux organes floraux.

Ce n'est que dans nos expériences portant sur des exemplaires de *Brassica Napus* que l'on peut, à la rigueur, constater une répercussion directe de la taille sur l'intensité des échanges gazeux. En effet — tableau XXIX — à une seule exception près, la respiration des Navets de même âge, rapportée au poids frais, est d'autant moins élevée que les individus sont plus gros. Mais, si on rapporte l'émission du CO^2 au poids de la substance sèche, une pareille constatation n'est pas aussi évidente. D'ailleurs la décroissance dans la respiration qu'on observe en fonction de la taille est plus apparente que réelle, car l'augmentation de poids est surtout le fait du développement plus considérable de la racine qui est, en grande partie, formée d'éléments de réserve donc peu ou pas actifs.

§ IV. — CONCLUSIONS

D'après les résultats de cette étude de la respiration des végétaux supérieurs envisagée au point de vue de l'influence de l'âge et de la taille, on est en droit de conclure que si le rôle du premier de ces facteurs sur l'activité des processus

TABLEAU XXIX

Brassica Napus (plantes entières).

Date de la récolte	Nombre de plantes	Poids frais total en gr.	Poids de l'unité en gr.	Poids sec total en gr.	Eau en p. 100	Durée de la mesure en heures	CO ₂ dégagé en mgr.	CO ₂ (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire (mgr. O ₂ par heure)	
									par gr. frais	par gr. sec
6 Mars....	12	38.5	3.20	3.6670	90.4	3	58.3	19.43	0.505	5.29
9 »....	8	54.0	6.75	5.7624	90.6	2.30	57.3	22.92	0.424	3.97
8 »....	4	68.0	17.0	6.1710	89.9	2.30	66.0	26.40	0.389	4.27
12 »....	2	56.0	28.0	—	—	3	60.5	20.16	0.360	—
9 »....	2	62.5	31.25	6.2880	90.0	2.30	45.7	18.28	0.292	2.90
13 »....	1	41.5	41.5	—	—	2.30	26.0	10.40	0.250	—
13 »....	1	51.5	51.5	—	—	2.30	41.7	16.68	0.323	—
10 »....	1	65.0	65.0	5.5130	91.5	2.30	40.0	16.00	0.246	2.90

métaboliques est indéniable, celui de la taille est, sinon douteux, en tout cas difficile à discerner et à établir d'une façon précise.

CONCLUSIONS GENERALES

En résumé, des constatations faites dans le présent chapitre, il résulte que :

1°) L'intensité respiratoire d'un Champignon (*Sterigmatacystis nigra*) diminue très rapidement avec la durée de culture.

2°) Chez les végétaux supérieurs la respiration des organes foliaires, quelle que soit l'espèce dont ils proviennent, décroît avec l'âge, l'intensité étant d'autant plus faible que l'organe est plus âgé.

3°) Des premiers jours de la germination jusqu'à la formation des fruits l'activité respiratoire des plantes phanérogames annuelles, rapportée au poids total, frais ou sec, va en diminuant à peu près régulièrement. Il n'y a pas de maximum respiratoire à l'époque de la floraison.

4°) Les différences dans la taille, tout en pouvant exercer, indépendamment de l'âge, une certaine influence sur la valeur du processus respiratoire, ne régissent pas l'intensité de ce phénomène.

5°) Quel que soit le stade de développement, dans une espèce végétale déterminée, les échanges gazeux rapportés au poids montrent dans leur valeur des variations importantes quand on passe d'un individu à un autre ; en conséquence le poids ne peut être considéré comme une unité rationnelle dans l'expression du métabolisme des Végétaux.

CHAPITRE III

RESPIRATION ET SURFACE

§ 1. — IMPORTANCE DE LA SURFACE DANS LA FONCTION RESPIRATOIRE. — HISTORIQUE.

Pour pouvoir faire, au point de vue de la respiration, des comparaisons entre végétaux de même espèce ou entre plantes appartenant à ces espèces différentes, il est nécessaire d'avoir une unité de comparaison, les chiffres fournis par la mesure des échanges gazeux ne présentant par eux-mêmes aucune signification physiologique.

A quoi doit-on rapporter les échanges gazeux considérés comme expression du métabolisme d'un organisme végétal ?

Les résultats du précédent chapitre prouvent qu'à l'intérieur même de l'espèce le poids brut ne peut guère être pris comme terme de comparaison dans les mesures de respiration. A plus forte raison, le poids ne peut servir comme unité dans le calcul de la valeur du métabolisme de végétaux appartenant à des groupes variés.

Les recherches entreprises, en Physiologie animale, pour fixer chez les Homéothermes la notion du métabolisme de base et pour essayer d'établir une unité de mesure de la dépense énergétique, ont conduit rapidement les chercheurs à rejeter l'idée de calculer le métabolisme en fonction du poids et les ont amenés à formuler la « loi des surfaces » qui affirme que la dépense énergétique est la même, par mètre carré de surface, chez tous les Homéothermes. Cette loi, pendant plus de 40 ans, fut admise par la plupart des physiologistes, et, jusqu'à ces dernières années, le métabolisme de base fut ordinairement exprimé en tenant compte de la surface offerte par les animaux au milieu extérieur.

Cette loi des surfaces fut par la suite vivement attaquée,

à la fois quant à sa valeur et aussi quant à sa signification, et on trouve dans les publications récentes de TERROINE et de LE BRETON un exposé de l'état actuel de la question et un ensemble de critiques très intéressantes faites de différents points de vue à cette loi.

Les divers travaux entrepris sur l'étude du métabolisme de base et les tentatives faites pour justifier la loi des surfaces, ou pour en montrer la non-validité, aboutirent, en dehors de ceux qui comme BENEDICT rejettent la loi des surfaces, à la séparation en deux groupes des physiologistes s'occupant de cette question, avec, à l'intérieur de chaque groupe, des subdivisions dues à des variantes et même à des contradictions dans la présentation ou l'importance accordée à cette loi. Pour les uns : RUBNER, RICHET, TERROINE, LE BRETON, etc..., la loi des surfaces n'est que l'expression de l'homéothermie. Pour les autres : von HOESSLIN, PUTTER, TESSIER, cette loi est, soit une loi de physiologie générale, soit une loi générale de structure, et dès lors elle s'applique aussi bien aux Poïkilothermes qu'aux Homéothermes. LAPICQUE, notamment, en se basant sur des observations de RUBNER se rapportant aux dépenses énergétiques de divers animaux, conclut : « Cette loi des surfaces ne peut plus être expliquée par les besoins de chaleur..., elle repose sur quelque fait de physiologie générale plus profond qu'il reste à déterminer. »

C'est une conception analogue qui guida certains physiologistes dans leurs recherches sur l'essai d'application de la loi des surfaces aux animaux poïkilothermes. Sans vouloir nous étendre sur cette question nous rappellerons, pour n'en citer que quelques-unes, les tentatives faites dans ce sens par KNAUTHE sur la Carpe, par VERNON et par MONTUORI sur de nombreux animaux marins. Nous avons fait nous-même, au laboratoire maritime de SÈTE, des mesures de respiration sur Moules, Oursins, Méduses, en tentant d'établir un rapport entre la valeur des échanges gazeux et le poids et la surface ; les résultats obtenus, encore inédits, ne permettent pas plus que ceux de nos prédécesseurs de tirer une conclusion valable quant à la surface envisagée comme cause réglant, à elle seule, l'intensité des processus métaboliques.

Si la loi des surfaces est une loi de biologie générale, comme l'affirmait von HOESSLIN dès 1888, elle doit nécessairement s'appliquer aux végétaux.

Le seul véritable essai dans la recherche du rapport entre la surface et le métabolisme des plantes a été tenté par RUBNER sur les cellules de Levure, quand il calcula la dépense énergétique de cet organisme par unité de surface. A l'aide des données fournies par NAGELI sur le poids et la surface d'une cellule, RUBNER établit des chiffres exprimant la surface de la cellule sèche, calcul évidemment très aléatoire. Puis il détermina le rendement énergétique de la Levure par m² à 30° et à 38° et compara ce rendement avec celui des Mammifères. Il montra de cette façon qu'au point de vue de l'intensité du métabolisme la Levure dépasse tous les animaux ; ainsi, d'après ses chiffres, le besoin énergétique de ce Champignon serait 153 fois plus grand que celui du Cheval, 57 fois plus élevé que celui de l'Homme et 3 fois plus que celui de la Souris prise à sa naissance. Finalement les calculs et les comparaisons conduisirent RUBNER à cette conclusion que le protoplasme des êtres unicellulaires a un métabolisme dont la valeur n'est aucunement en rapport avec la surface. Pour ce physiologiste, l'effet de la surface sur le métabolisme ne se produit que dans des limites assez étroites ; quand on arrive au-dessous d'une certaine limite inférieure de grandeur, il n'y a plus, comparativement à la masse, chez les animaux et chez les végétaux, d'augmentation du métabolisme en fonction de la surface.

PUTTER parlant des échanges gazeux des animaux a émis l'hypothèse intéressante qu'ils doivent être proportionnels aux « surfaces actives » et il a tenté d'exprimer la valeur de ces dernières. Il est bien difficile, sinon impossible, de calculer, aussi bien sur animaux que sur végétaux, les surfaces actives. Avec des êtres compliqués en organisation, l'appréciation de telles surfaces, c'est-à-dire de celles qui, en ne considérant que les échanges respiratoires, se trouvent en contact avec le milieu ambiant, paraît être bien sujette à caution, que l'on opère directement ou indirectement.

Si la surface ne paraît pas, chez les Schizomycètes, régir

le métabolisme énergétique, est-ce dire que la surface ne joue aucun rôle dans l'intensité des échanges gazeux des végétaux ? GARREAU depuis fort longtemps a émis l'opinion que la quantité de gaz carbonique dégagé par les plantes « serait d'autant plus grande que les plantes sont plus riches en matières protéiques vivantes, et qu'elles présentent une surface plus étendue relativement à leur masse », mais ce physiologiste n'a apporté aucun fait expérimental à l'appui de son hypothèse.

D'autre part les expériences de NICOLAS, en montrant que les échanges gazeux respiratoires se font dans les feuilles surtout par la cuticule, et non, comme beaucoup d'auteurs le prétendent, par les stomates, apportent un argument en faveur du rôle de la surface offerte par un organe végétal dans l'intensité de ses échanges gazeux.

HARDER signale que les Algues qui offrent la plus grande surface par rapport au même poids frais respirent, en général, plus intensément que les autres, l'intensité étant établie par rapport au poids. Cependant il ressort de ses données que souvent les espèces ne se rangent pas de la même façon, quand on compare d'une part la respiration au poids, et d'autre part, quand on l'établit en fonction de la surface. Cet auteur a d'ailleurs noté, pour une même espèce, des variations dans le rapport $\frac{\text{surface}}{\text{poids}}$. Ayant trouvé que chez le *Chondrus crispus*

la respiration d'une plante jeune était moins forte que celle d'une plante adulte, il explique cette apparente anomalie par le rôle que joue la surface dans les échanges, les thalles âgés de cette Algue étant beaucoup plus aplatis que les thalles jeunes. A une pareille cause HARDER attribue aussi le fait que des frondes fructifiées de *Fucus* respirent moins que les frondes ne présentant pas de conceptacles.

D'après les observations de HOFFMANN sur la respiration des tubercules de Pomme de terre, les variations de la surface par rapport à la masse d'un organe végétal semblent nettement influencer sur la respiration, puisque les petits tubercules présentent par kilogramme une intensité respiratoire plus forte que celle fournie par de plus gros exemplaires de même prove-

nance. D'autres expériences, faites par le même auteur sur des germinations de Blé, confirment la constatation que la respiration dépend, en partie, de la surface offerte au milieu extérieur par le végétal.

Nous pensons qu'il est fort probable que c'est, pour une grande part, à l'augmentation de la surface qu'il faut attribuer l'accroissement de l'intensité respiratoire consécutif au sectionnement d'organes végétaux, car il résulte des recherches de STICH et des récentes données de JOHNSTONE que l'excitation traumatique elle-même fournit une augmentation des échanges qui n'est égale qu'au tiers ou au cinquième de celle provoquée par simple exposition à l'air des parties sectionnées.

La surface apparaissant comme un facteur intervenant dans le phénomène de la respiration, on comprend dès lors que l'on puisse dans la comparaison d'intensité respiratoire des végétaux chercher à rapporter les chiffres de mesures des échanges gazeux à la surface offerte au milieu ambiant, comme cela a été fait pour exprimer l'intensité d'autres phénomènes physiologiques, l'assimilation chlorophyllienne par exemple. Cette façon de faire, peu employée jusqu'à maintenant, a cependant été mise en pratique récemment par SCHULTZ dans ses recherches comparatives sur la respiration des feuilles de diverses variétés de Pomme de terre. Rapportant le dégagement de gaz carbonique à l'unité de temps et à la surface, il a constaté que l'énergie respiratoire différait selon la race étudiée et qu'en outre pour une même variété la respiration n'était pas uniforme mais subissait, en rapport avec l'état de développement, des oscillations dont les causes lui sont inconnues.

§ II. — OBJET DU TRAVAIL

Etant donné l'échec de toute tentative ayant pour but de donner aux végétaux une unité de métabolisme énergétique, c'est-à-dire, en fait, de trouver une unité de mesure de l'intensité respiratoire, nous nous sommes posé, dès 1922, la question de la validité, pour ces organismes, de la loi des surfaces

TABLEAU

Epoque de la récolte	Nature et nombre d'organes	Poids frais	Poids sec en gr.	Eau en p. 100
3 Juillet.....	5 limbes jeunes de <i>Ficus elastica</i>	36.25	11.5876	68.04
3 »	5 » âgés »	31.27	10.4302	66.65
2 Mars.....	4 » jeunes »	34.10	8.1085	76.23
11 Octobre....	6 » très jeunes »	63.50	12.4754	80.36
11 »	6 » âgés »	56.70	16.0144	71.76
19 »	6 » âgés »	56.20	16.4420	70.75
26 Novembre..	4 » âgés »	48.00	11.5802	75.88
26 » ..	4 » âgés »	45.60	12.3528	72.92
16 Octobre....	29 limbes âgés d' <i>Aucuba japonica</i>	57.15	18.3490	67.90
16 »	36 » très jeunes »	45.06	13.7979	69.38
27 Novembre..	24 » jeunes »	30.29	9.5058	68.62
4 Décembre..	20 » âgés »	53.56	16.9302	68.40
3 » ..	20 » âgés »	52.86	15.6164	70.46
2 Mars.....	10 » âgés »	25.35	7.3880	70.86
17 Octobre....	30 limbes âgés de <i>Prunus Laurocerasus</i>	52.37	21.0423	59.82
17 »	36 » jeunes »	45.42	17.9684	60.44
20 Novembre..	20 » âgés »	27.68	11.5245	58.39
19 » ..	20 » jeunes »	21.38	7.5712	64.59
14 Octobre....	60 » âgés » var.	43.26	17.2738	60.10
14 »	60 » jeunes » var.	33.40	12.4641	62.68
14 Octobre....	20 limbes âgés de <i>Hedera Helix</i>	76.89	28.9973	62.29
14 »	32 » âgés »	56.21	21.8851	61.07
17 Novembre..	50 » jeunes »	17.00	5.5443	67.39

Surface totale en cm ²	Surface moyenne en cm ²	CO ² (mgr.) dégagé par gr. sec et par heure	Surface par gr. frais en cm ²	Surface par gr. sec en cm ²	Intensité respiratoire par dm ² et par heure
1671.24	334.2	0.811	46.0	144.2	0.56
1563.12	312.6	0.513	49.9	149.8	0.34
1271.06	317.7	0.857	37.2	156.7	0.54
2102.12	350.3	1.292	33.1	168.5	0.76
1654.74	275.7	0.599	29.1	103.3	0.58
1638.28	273.0	0.348	29.1	99.6	0.34
1555.30	388.8	0.788	32.4	134.3	0.58
1598.86	399.7	0.811	35.0	129.4	0.62
3590.06	123.7	0.350	62.8	195.6	0.17
2816.56	78.2	0.605	62.5	204.1	0.29
2039.42	84.9	0.483	67.3	214.5	0.22
3416.80	170.8	0.243	63.7	201.8	0.12
3272.54	163.6	0.294	61.9	209.5	0.14
1432.68	143.2	0.315	56.5	193.9	0.16
3322.04	110.7	0.411	63.4	157.8	0.26
3053.54	84.8	0.768	67.2	169.9	0.45
1794.40	89.7	0.471	64.8	155.7	0.30
1497.52	74.8	0.726	70.0	197.7	0.36
2864.96	47.7	0.441	66.2	165.8	0.26
2706.32	45.1	0.783	81.0	217.1	0.36
4723.16	236.1	0.556	61.4	162.8	0.34
4054.48	126.7	0.571	72.1	185.2	0.30
1479.06	29.5	1.904	87.0	266.7	0.71

Lorea, *Laminaria saccharina*, *Laminaria digitata* et *Ulva lactuca*. Les portions employées étaient découpées avec des ciseaux dans des thalles en bon état de végétation.

CALCUL DE LA SURFACE. — Après récolte et nettoyage chaque limbe foliaire était appliqué sur une feuille de papier mince, dont au préalable on s'était assuré de la parfaite homogénéité en épaisseur, et son contour était exactement dessiné. Chaque feuille de papier était ainsi remplie d'empreintes d'organes foliaires. Ayant déterminé, par calcul simple et par pesée très exacte, la surface de chaque feuille de papier employée et son poids, en découpant ensuite les empreintes de diverses feuilles et en les pesant, on obtenait avec une grande exactitude et très aisément la surface des limbes foliaires utilisés dans la mesure. Naturellement pour avoir la surface totale on multipliait le chiffre trouvé par 2. La surface des thalles d'Algues a été établie par le même procédé.

MESURE DE LA RESPIRATION. — L'évaluation de l'intensité respiratoire des organes aériens a été faite d'après le calcul de l'émission de CO^2 par la méthode pondérale décrite, avec une durée de mesure de 2 heures et demie à 4 heures, à 20° . Quant aux Algues, leur respiration a été mesurée à la température sensiblement constante du laboratoire par la méthode de WINKLER.

§ IV. — RESULTATS EXPERIMENTAUX

On trouve dans le tableau XXX les données fournies par les mesures faites sur les végétaux à feuilles persistantes : *Ficus elastica*, *Aucuba japonica*, *Prunus Laurocerasus* et *Hedera Helix*, dont les limbes foliaires étaient dans chaque lot, soit jeunes, soit plus ou moins âgés. Dans ce tableau ont été notés : le poids frais avant la mise en expérience, le poids sec, la teneur en eau, la surface totale exprimée en centimètres carrés, la surface moyenne d'une feuille, le CO^2 dégagé par heure, la surface correspondant à 1 gr. frais et à 1 gr. sec de limbe, ainsi que la quantité de CO^2 fournie par heure et par décimètre carré de surface foliaire. A titre purement com-

paratif nous avons aussi indiqué l'intensité respiratoire exprimée par rapport au gr. sec de substance.

Le tableau XXXI renferme les indications se rapportant à des feuilles caduques, jeunes ou adultes, récoltées en juillet sur une plante grimpante, *Aristolochia tomentosa*, et sur des arbres, *Pyrus communis* et *Tilia grandifolia*. Dans ce dernier cas les limbes avaient sensiblement même âge mais ils étaient de dimensions très différentes d'un lot à l'autre, comme on peut s'en rendre compte par la valeur moyenne de surface de l'unité. Les feuilles de l'Aristolochie bien que différant par l'âge avaient à peu près même surface moyenne dans les deux lots.

Les limbes foliaires de *Helianthus tuberosus*, *Ricinus communis*, *Phytolacca decandra*, *Tropæolum majus*, *Polygonum compactum*, *Nicotiana tabacum* var. *macrophylla*, *Dahlia variabilis*, étaient tous relativement jeunes, car ils avaient été prélevés à la partie supérieure des rameaux sur des plantes en pleine floraison, ces plantes étaient donc au même stade de végétation ; et de plus, comme ces espèces sont annuelles, ou fournissent en tout cas à chaque printemps de nouvelles tiges aériennes, on pouvait faire avec les organes foliaires qui en provenaient des mesures comparatives valables. Tous les chiffres s'y rapportant sont aussi renfermés dans le tableau XXXI.

Enfin, figurent dans le tableau XXXII les données concernant les mesures de surface et de respiration faites sur les fragments de thalles d'Algues marines.

§ V. — DISCUSSION DES RESULTATS

a) VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS. — Examinons tout d'abord les résultats obtenus avec les végétaux supérieurs et aériens et comparons-les, entre espèces d'une part, entre individus d'une même espèce d'autre part.

Interspécifiquement, nous constatons que, parmi les espèces à feuilles persistantes, les feuilles de l'*Aucuba* montrent une intensité respiratoire rapportée à la surface sensiblement plus

TABLEAU XXXI

Date de la récolte	Nombre et nature des limbes foliaires	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Eau en p. 100	Surface totale en cm ²	Surface du limbe en cm ²	Surface (cm ²) par gr. frais	Surface (cm ²) par gr. sec	CO ₂ dégagé par heure en mgr.	CO ₂ (mgr.) dégagé par gr. sec heure	CO ₂ (mgr.) par dm ² heure
10 Octobre...	38 fe. <i>Helianthus tuberosus</i>	61.62	17.1000	72.25	5568.80	146.5	90.3	325.6	44.64	2.61	0.80
10 »	10 » <i>Ricinus communis</i>	38.75	10.3963	73.18	3848.96	384.8	99.3	370.2	48.68	4.68	1.26
11 »	24 » <i>Phytolacca decandra</i>	29.00	6.1682	78.74	2210.46	92.1	76.2	358.3	15.00	2.43	0.67
11 »	30 » <i>Tropaeolum majus</i>	32.30	5.5942	82.69	3802.30	126.7	117.7	679.6	19.43	3.47	0.51
11 »	24 » <i>Polygonum compactum</i>	25.97	9.4911	63.46	1993.90	83.0	76.7	210.0	12.70	1.33	0.63
11 »	8 » <i>Nicotiana tabacum</i>	43.12	6.5163	84.89	2745.98	343.2	63.6	421.4	27.06	4.15	0.98
12 »	20 » <i>Dahlia variabilis</i>	45.09	6.1549	86.35	2857.86	132.8	63.3	464.3	14.36	2.33	0.50
3 Juillet...	20 fe. <i>Aristolochia tomentosa</i>	33.74	8.9114	73.60	4948.00	247.4	146.6	555.2	16.73	1.87	0.33
3 »	20 » » jeunes	29.62	5.9443	79.94	4869.62	243.4	164.3	819.2	15.56	2.61	0.32
11 »	10 » <i>Tilia grandifolia</i>	41.57	15.5526	62.59	5364.94	536.4	129.0	344.9	27.93	1.79	0.52
11 »	25 » »	32.14	12.5499	60.96	4255.68	170.2	132.0	339.1	21.26	1.89	0.49
20 »	8 » <i>Pyrus communis</i>	5.583	2.1590	61.32	524.05	65.5	93.7	242.2	3.69	1.70	0.70
24 »	6 » »	4.677	1.7570	62.43	425.45	70.9	90.9	242.7	3.25	1.84	0.76

TABLEAU XXXII.

Espèce	Poids frais en gr.	Surface en cm ²	O ² absorbé par heure en cm ³	O ² (cm ³) absorbé par heure et par dm ²
<i>Ulva lactuca</i>	0.518	140	0.041	0.029
»	—	140	0.043	0.030
»	0.230	60	0.028	0.046
»	—	120	0.039	0.032
»	0.236	60	0.015	0.025
»	—	120	0.042	0.035
<i>Laminaria digitata</i>	4.03	140	0.117	0.083
»	5.68	140	0.134	0.095
<i>Laminaria saccharina</i>	2.8	60	0.076	0.126
»	—	60	0.056	0.093
»	—	60	0.057	0.095
<i>Himanthalia Lorea</i>	20.0	140	0.887	0.633
»	21.0	140	0.725	0.517

faible que celle des feuilles de Laurier-Cerise ou du Lierre, celles-ci respirant d'ailleurs moins intensément que les limbes foliaires du *Ficus*.

Si nous comparons les valeurs fournies par la respiration des organes foliaires des arbres à feuillage persistant avec celles des mêmes parties aériennes de végétaux à feuillage caduc, nous constatons que, dans la plupart des cas étudiés, les espèces à tige ne durant qu'une année, émettent, par unité de surface et par unité de temps, une quantité de CO² plus élevée que celle fournie par les espèces ligneuses dont les feuilles vivent plusieurs années. Il n'est cependant pas possible d'établir, à ce point de vue, une délimitation précise entre ces deux catégories de plantes.

Les variations interspécifiques constatées dans l'intensité respiratoire des organes d'espèces végétales variées peuvent-elles être attribuées à l'âge ou à des différences en corrélation

avec l'époque de la récolte? Cela ne semble pas, si on considère les chiffres fournis sur *Helianthus*, *Ricinus*, *Dahlia*, etc..., dont les organes foliaires sont à ces points de vue tout à fait comparables : mise en expérience entre le 10 et le 12 octobre pour tous les échantillons, durées de développement extrêmement voisines, plantes productrices au même stade de végétation. Malgré ces conditions les chiffres d'intensité respiratoire sont très différents les uns des autres.

Examinons maintenant, intraspécifiquement, les valeurs obtenues dans l'étude comparée de la respiration chez les individus appartenant à la même espèce.

L'intensité respiratoire rapportée à l'heure et au décimètre carré oscille chez le *Ficus* entre 0,34 et 0,76 ; chez l'*Aucuba* entre 0,12 et 0,29 ; chez le *Prunus* entre 0,26 et 0,45 ; enfin chez le *Hedera* elle est comprise entre 0,30 et 0,71. En un mot, pour ces quatre espèces, en prenant des feuilles à différents états de développement, l'intensité respiratoire, rapportée à la surface, peut varier du simple au double et même davantage.

L'âge variant, l'*Aristolochia tomentosa* est la seule espèce où nous constatons que l'intensité respiratoire en fonction de la surface est la même, et dans les feuilles jeunes, et dans les feuilles adultes. Il est vrai que chez cette espèce, comme pour beaucoup de plantes où les organes foliaires se renouvellent chaque année, le développement des organes assimilateurs se fait très vite, l'état adulte des feuilles est rapidement atteint, et c'est ce qui explique certainement l'accord signalé.

Mais les comparaisons d'activité respiratoire, en considération de la surface, peuvent être faites en mettant en parallèle, au point de vue des échanges gazeux, les espèces végétales d'après la surface de leurs organes foliaires offerte par unité de poids.

A cet égard, les chiffres obtenus avec les feuilles de *Tilia grandifolia* récoltées au même niveau sur l'arbre, ayant sensiblement même âge, mais de dimensions très différentes d'un lot à l'autre, montrent que dans de telles conditions, la surface externe est la même par gramme frais ou par gramme sec de

substance et qu'en outre, la plus ou moins grande dimension de la feuille n'influe pas sur l'intensité respiratoire établie en fonction de l'unité superficielle.

Chez l'*Aucuba* on constate que la surface externe offerte aux échanges est, dans les feuilles âgées, identique par rapport au poids à celle des feuilles jeunes ; et cependant l'activité respiratoire est, par unité de surface, nettement différente suivant les cas.

Le rapport $\frac{\text{surface}}{\text{poids}}$ n'offre aucune constance chez les feuilles de *Laurocerasus*, de *Ficus* et de *Hedera*, pas plus que le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{surface}}$ si on examine la totalité des résultats expérimentaux établis sur limbes plus ou moins âgés.

Mais en dehors de ces variations importantes, imputables en totalité ou en partie à l'âge, on constate en plus qu'il n'y a aucune concordance entre les données concernant, d'une part, la surface et le poids, et d'autre part, celles exprimant, pour les mêmes échantillons, la relation entre le gaz carbonique émis dans l'unité de temps et la surface.

C'est ainsi qu'avec les feuilles jeunes de Laurier-Cerise, à la plus grande surface offerte par gramme sec de substance correspond une plus faible intensité respiratoire ; il en est de même pour les feuilles âgées du Lierre ; alors qu'une constatation inverse peut être faite pour un certain nombre de limbes de *Ficus elastica*. Au sujet de cette espèce, en ne faisant porter les comparaisons que sur des feuilles adultes, récoltées en même période, ayant sensiblement même teneur en eau, et présentant, par gramme de substance sèche une même superficie, on constate que l'intensité respiratoire exprimée en fonction de la surface est représentée par des valeurs très éloignées, comme en témoignent les chiffres de 0,58 et 0,34 obtenus les 11 et 18 octobre.

Pour un même poids de substance sèche les feuilles d'*Aucuba* offrent au milieu extérieur une étendue plus grande que les limbes foliaires de *Prunus* et cependant l'intensité respira-

toire des premières est plus faible, qu'elle soit établie par rapport à l'unité de poids ou par rapport à l'unité de surface. Une pareille constatation, plus manifeste encore, peut être faite en comparant, à ce point de vue, les organes foliaires de l'*Aucuba* à ceux du *Ficus*.

Il ne faudrait cependant pas conclure de ces seuls exemples à la généralité du fait qu'à poids égal, plus grande est la surface, et moins intense est la respiration des feuilles, car nos autres données expérimentales portent à une conclusion différente.

Entre végétaux de diverses espèces, étudiés en même saison, des comparaisons d'ordre respiratoire faites de la même manière que ci-dessus montrent encore plus nettement le peu de valeur que l'on doit attribuer aux différences de surface présentées par les organes foliaires. Nous pouvons, en effet, d'après les mesures et les calculs faits sur Topinambour, Ricin, etc... — voir tableau XXXI — faire les déductions suivantes :

1°) A la plus grande surface foliaire, rapportée au poids de l'organe, ne correspond pas toujours la plus grande intensité respiratoire, exemple : *Tropæolum majus* d'une part, et *Ricinus communis* d'autre part ; *Tilia grandifolia* et *Pyrus communis*.

2°) Des feuilles offrant même surface par grammé sec : *Nicotiana tabacum* et *Dahlia variabilis* ; *Phytolacca decandra* et *Ricinus communis*, présentent des échanges gazeux de valeur très différente.

3°) Des intensités respiratoires identiques peuvent être fournies par des limbes foliaires chez qui le rapport $\frac{\text{surface}}{\text{poids}}$ est nettement différent : *Dahlia variabilis* et *Tropæolum majus* ; *Polygonum compactum* et *Phytolacca decandra*.

De toutes ces constatations il résulte que chez les Phanérogames on ne peut, même à l'intérieur de l'espèce, de l'importance de la surface d'un organe par rapport à son poids tirer aucune conclusion importante quant à l'activité respiratoire de l'organe considéré.

b) VÉGÉTAUX INFÉRIEURS. — Au simple point de vue de la valeur de respiration, les données renfermées dans le tableau XXXII, comparées à celles trouvées par nos prédécesseurs qui ont étudié la respiration des Algues, se rapprochent beaucoup plus des résultats de KNIER que de ceux des autres auteurs.

Par ailleurs, nos chiffres montrent clairement qu'aussi bien intraspécifiquement qu'interspécifiquement les rapports établis entre l'oxygène absorbé par un fragment de thalle et sa surface ne présentent entre eux aucune homogénéité. Nous constatons, en effet, que l'*Himanthalia Lorea* accuse une intensité respiratoire par rapport à l'unité superficielle qui est cinq fois plus forte que celle fournie par les deux espèces appartenant au genre *Laminaria*, et vingt fois plus élevée que celle de l'*Ulva lactuca*. Quant aux exemplaires de cette dernière espèce, bien qu'apparemment semblables, ils absorbent, suivant les individus, des quantités d'oxygène allant de 0 cm³ 025 à 0 cm³ 046 par décimètre carré et par heure.

L'intensité respiratoire exprimée en fonction de la surface présente donc, chez les Cryptogames, des variations aussi étendues que chez les Phanérogames et aussi importantes chez les végétaux aquatiques que chez les plantes vivant dans l'air.

Au surplus la considération de la surface comme terme de comparaison dans l'étude du métabolisme des végétaux, nous apporte-t-elle de meilleurs résultats que le poids pris seul comme unité comparative ? Un simple coup d'œil sur les tableaux de chiffres montre que les écarts constatés, à l'intérieur des espèces, entre les valeurs d'intensité respiratoire établies, soit vis-à-vis du poids, soit vis-à-vis de la surface, sont souvent de même ordre ; tel est le cas chez le Laurier-Cerise. Ils sont toutefois sensiblement moindres lorsqu'on évalue la respiration par rapport à la surface que par rapport au poids chez le *Hedera*, l'*Aucuba*, le *Ficus* ; ce qui semble indiquer tout de même, intraspécifiquement, chez ces végétaux, une légère influence du développement en étendue des organes foliaires sur l'intensité de leurs échanges respiratoires avec le milieu ambiant.

CONCLUSIONS

Les constatations expérimentales énoncées au cours de ce chapitre font ressortir l'absence de toute proportionnalité entre la quantité de gaz carbonique dégagée pendant un temps donné et la surface des organes végétaux, et cela aussi bien à l'intérieur de l'espèce qu'entre les diverses espèces. Si donc la considération de la surface peut intervenir dans la compréhension du phénomène respiratoire, elle n'est pas, à beaucoup près, la cause semblant régler l'intensité de ce processus.

Au total, la loi des surfaces, qu'aucune expérience décisive ne permet d'appliquer aux animaux poïkilothermes, ne s'applique pas aux végétaux. La surface, pas plus que le poids, ne peut servir d'unité rationnelle dans l'expression du métabolisme des plantes, et les causes qui déterminent les variations d'intensité respiratoire restent entièrement à dégager.

TROISIÈME PARTIE

Respiration et composition chimique des végétaux

INTRODUCTION

L'étude critique, faite dans les chapitres précédents, des recherches entreprises sur la respiration des végétaux considérée au point de vue de son activité sous diverses conditions, et les nombreuses constatations expérimentales que nous avons faites nous-même, ont montré que chez les plantes, quel que soit le groupe auquel elles appartiennent, quel que soit, en tant qu'organisation, leur degré de différenciation, l'activité respiratoire exprimée par rapport aux unités couramment utilisées, poids ou surface, décroît toujours avec l'âge, qu'on ait affaire à des plantes entières ou à des organes séparés. En outre, plus nombreuses sont les mesures et mieux on se rend compte, en prenant ces mêmes termes de comparaison et les conditions expérimentales étant semblables, des nombreuses variations individuelles à l'intérieur des espèces, même si les sujets examinés sont apparemment identiques, aussi bien par l'aspect morphologique que par les conditions de développement préalable.

Ce sont là des constatations de fait qui mettent en évidence le peu de signification que peuvent présenter les chiffres de mesure d'intensité respiratoire établis en fonction de la masse ou de la superficie des organes végétaux. Or, s'il est une question primordiale dans le domaine de la Physiologie,

qu'elle soit animale ou végétale, c'est bien de fixer, pour exprimer l'intensité des manifestations vitales, une unité valable de comparaison.

Que le poids brut soit insuffisant pour permettre sur cette simple donnée de déterminer l'importance des phénomènes vitaux des plantes, cela ne peut surprendre. C'est qu'en effet, chez de tels êtres, dans le poids brut rentrent des éléments qui ne sont pas vivants : tissus jouant le rôle de soutien ou de protection, produits de sécrétion bloqués d'une façon ou d'une autre dans certaines cellules, produits dits de réserve auxquels la plante ne fait appel que dans des circonstances particulières, etc... Ces éléments n'interviennent pas dans les processus physiologiques qui constituent les manifestations de l'activité cellulaire. A de rares exceptions près, on ne peut cependant pas les séparer des parties vivantes ; la simple pesée de l'organe ou de la plante les fait, à tort, rentrer en ligne de compte dans les calculs entrepris pour déterminer l'activité métabolique de l'être. La représentation d'un phénomène vital en fonction du poids brut est donc erronée et elle l'est d'autant plus que les tissus ou éléments morts sont plus abondants.

Puisque le protoplasme est le siège des phénomènes dits vitaux, l'intensité de ceux-ci doit être commandée par la matière vivante. Ce qu'il faut donc chercher à exprimer, c'est la grandeur de la « masse active » qui, en somme, représente le poids réel de l'organisme dont on étudie les manifestations physiologiques.

HISTORIQUE

Le poids brut ne pouvant donner l'expression de la subsistance vivante d'un végétal, les premiers physiologistes qui se sont préoccupés de l'étude de la respiration des plantes n'ont pas été sans signaler les défauts de la méthode qui consiste à faire des comparaisons basées sur le rapport des échanges gazeux avec le poids.

C'est ainsi que BONNIER et MANGIN, en 1885, écrivaient

en parlant de la respiration : «... lorsque l'on compare des poids égaux de feuilles jeunes et de feuilles âgées, on observe chez les premières une atténuation de l'intensité ; mais on ne saurait affirmer si, dans ce cas, l'atténuation est due à un affaiblissement des échanges gazeux de la matière vivante ou à une proportion plus grande des tissus morts dans la feuille âgée. »

Tout récemment, HOOVER et GUSTAFSON, à la suite de leurs recherches sur la respiration des feuilles en fonction de l'âge, concluent en disant que la quantité de gaz carbonique rapportée au poids frais ou sec de l'organe étudié n'est probablement pas un bon critérium de la respiration, et qu'une méthode qui tiendrait seulement compte de la quantité du protoplasme serait beaucoup plus exacte.

La conception rapportant la grandeur de la dépense à la masse active n'est pas neuve ; elle a été formulée la première fois par VOIT et reprise depuis par de nombreux physiologistes surtout dans les recherches sur animaux.

D'après BENEDICT, LUSK, LE BRETON et SCHAEFFER, etc..., la valeur des échanges est sous la dépendance de la masse active. Telle n'est cependant pas l'opinion de TERROINE, TEISSIER et d'un certain nombre d'autres auteurs qui se refusent à voir dans la masse active, tout au moins en ce qui concerne les tissus homologues des Homéothermes, le facteur réglant les dépenses énergétiques.

Pour TERROINE en particulier, la proportion et les qualités de la masse active sont à peu près identiques chez les Homéothermes et ne peuvent par conséquent constituer des facteurs différentiels. La grandeur de la combustion est commandée par des facteurs qui siègent en dehors des lieux où elle s'opère.

Toutefois il se peut parfaitement que la notion de « masse active », insuffisante à expliquer les différences d'intensité dans la production calorifique des Homéothermes par suite du caractère très spécial de ces êtres, présente un intérêt capital lorsqu'il s'agit de la grandeur des échanges des Poikilothermes. Et c'est ce qui rend son étude très importante chez les Végétaux.

L'idée donc d'un rapport possible entre l'activité d'un organisme végétal et sa masse de substance vivante ne peut être négligée, et avec SPOEHR et MAC GEE nous pouvons admettre qu'en offrant une quantité suffisante d'hydrates de carbone, d'eau et de sels organiques, ainsi qu'une température convenable, « l'intensité des processus vitaux chez les plantes supérieures dépend de la masse active du protoplasme. »

La constatation, faite par BÉZAGU, que l'intensité respiratoire de la feuille rapportée à la cellule prise comme unité passe par un maximum qui est atteint à l'âge adulte, en admettant avec l'auteur que le nombre des cellules est le même chez la feuille adulte que chez la feuille jeune d'une espèce considérée, nous conduit à penser que : ou bien les échanges gazeux sont en rapport direct avec la quantité de protoplasme vivant, cette quantité augmentant dans les cellules en même temps que celles-ci s'accroissent en dimensions lorsque la feuille tend vers la forme adulte ; ou bien la masse active d'une cellule ne change pas, mais c'est son activité physiologique qui varie avec l'âge et le volume. Cette dernière supposition se trouve appuyée par les résultats des expériences de KIDD, WEST et BRIGGS sur la respiration des régions méristématiques de la tige dont l'intensité, d'après eux, diminue au fur et à mesure que la plante se développe. Les régions méristématiques sont formées de cellules jeunes, ou à un stade juvénile leur donnant la possibilité de se diviser pour donner naissance à de nouveaux tissus, ce qui provoque l'accroissement de l'organe ou de la plante. Si donc l'intensité des phénomènes vitaux de ces régions varie suivant l'âge de l'individu, c'est qu'alors, par rapport au poids, l'activité physiologique des cellules qui les forment diminue au cours de l'évolution de la plante : une cellule jeune d'un végétal jeune respirerait plus intensément qu'une jeune cellule d'une plante de même espèce plus âgée. Une pareille hypothèse pourrait être envisagée pour expliquer les différences interspécifiques constatées dans la respiration des végétaux, et dès lors il faudrait admettre l'existence de facteurs spécifiques d'intensité, indépendants du protoplasme cellulaire lui-même mais réglant son fonction-

nement. Conception analogue à celles formulées par RICHET et par TERROINE qui, chez les animaux homéothermes, font intervenir soit le système nerveux, soit la vitesse de circulation du sang, comme facteurs agissant sur les dépenses énergétiques des organismes. De tels facteurs existent-ils chez les végétaux? Sans préjuger de leur existence, on peut cependant dire que s'ils interviennent, leur action doit servir à expliquer, chez les plantes, uniquement les variations interspécifiques d'activité respiratoire ; mais quant à celles se produisant d'un individu à l'autre, dans une même espèce, on ne conçoit guère une organisation interne qui serait différente chez des êtres de même âge, au même stade de développement et d'aspect externe identique. Tandis qu'on peut concevoir des variations de masse active par rapport au poids brut comme étant en rapport direct avec les différences d'intensité respiratoire présentées par des individus de même espèce ou d'espèces très éloignées dans la série végétale.

Qu'il s'agisse d'une richesse plus ou moins grande en masse active ou d'une activité plus ou moins importante de la substance vivante, le problème de la recherche des causes des variations inter ou intraspécifiques des processus physiologiques revient, soit à déterminer la valeur de la masse active elle-même, soit à préciser les facteurs qui en régissent le fonctionnement.

On ne peut songer à évaluer directement le poids du protoplasme d'un végétal, mais on peut prétendre à en obtenir une représentation indirecte par la mesure d'un ou de plusieurs de ses constituants.

LE BRETON, parlant de la différence d'intensité des échanges chez les animaux supérieurs suivant la taille, dit que cette différence est due « avant tout à ce que les protoplasmes des divers Homéothermes ne sont pas identiques, que leur activité métabolique est fonction de leur composition chimique et de leur état physico-chimique. » Une telle conception peut être envisagée au sujet des végétaux ; et elle a été pour nous le point de départ des recherches qui seront exposées dans cette dernière partie de notre travail.

Mais, avant d'aborder l'exposé de nos recherches, nous allons examiner, très rapidement et par ordre chronologique, les différentes hypothèses qui ont été mises en avant pour tenter d'établir les relations qui peuvent exister entre la composition chimique d'une plante et ses manifestations vitales, ainsi que le rôle de certains constituants dans l'intensité de ces manifestations.

GARREAU, le premier parmi les phytophysiologistes, a formulé d'une façon précise l'importance et le rôle des substances azotées dans le phénomène respiratoire. Les matières azotées représentant pour cet auteur la masse protoplasmique, d'après lui « la quantité de CO' dégagée serait d'autant plus grande que les plantes sont plus riches en matières protéiques vivantes. » Toutefois cet auteur n'a pas prouvé ce qu'il avançait.

CORENWINDER, après avoir constaté la diminution de l'intensité respiratoire des feuilles au cours du développement et l'abaissement corrélatif des substances azotées, voit un rapport entre la teneur en matières protéiques et la respiration.

Nous avons souligné l'importance que BONNIER et MANGIN attribuaient à la proportion de matière vivante dans l'intensité des échanges gazeux, mais ces auteurs n'indiquent pas la nature de cette substance vivante.

Il faut arriver jusqu'à PALLADINE pour trouver une tentative de rapport de cause à effet entre la composition chimique et l'activité respiratoire des plantes. Ce physiologiste avait d'abord trouvé une proportionnalité entre la quantité de gaz carbonique émis et la teneur en protéines totales, mais par la suite il tenta de prouver que l'intensité respiratoire est conditionnée par la richesse des végétaux en substances azotées actives, celles-ci pouvant être, d'après lui, représentées par la quantité d'azote renfermée dans la matière fondamentale cellulaire qui résiste à l'action digestive du suc gastrique artificiel. Nous verrons que dix ans plus tard ce même auteur et son collaborateur STANEWITSCH, attribuèrent au phosphore des lipoïdes une grande importance dans le phénomène respiratoire.

Vingt ans après les premières recherches de PALLADINE, HOFFMANN prétendit que la respiration des tubercules de Pom-

me de terre et celle des feuilles de Blé était proportionnelle à la teneur en azote de ces organes.

KIDD, WEST et BRIGGS après avoir constaté les variations d'intensité respiratoire présentées par les plantes de *Helianthus annuus* ainsi que par leurs différents organes ont été conduits à poser l'hypothèse que la connaissance du contenu azoté protoplasmique, surtout chez les feuilles jeunes, pourrait servir à la compréhension des variations d'activité des échanges gazeux qui se produisent sous l'influence de l'âge.

SPOEHR et MAC GEE, tout en reconnaissant aux protéines une importance capitale du fait qu'elles forment la majeure partie du protoplasme, mettent en doute, chez les végétaux, le rôle prépondérant de ces substances prises en totalité, dans les processus vitaux. Ils attribuent une plus grande importance aux produits de décomposition de ces substances protéiques, en particulier aux acides aminés. Pour eux il y aurait rapport direct entre la respiration des végétaux et leur teneur en amino-acides.

MAYER et PLANTEFOL ont attiré l'attention sur l'importance de l'eau considérée comme constituant fondamental de la cellule et montré les répercussions des variations de la teneur en eau sur la respiration. Parlant de la recherche des rapports entre l'activité physiologique d'un végétal et d'une grandeur fixe appartenant à la masse cellulaire, laquelle est variable, ils s'expriment ainsi au sujet de cette grandeur : « on peut choisir par exemple celle de la substance sèche que renferme la matière vivante, et dont, pour une espèce donnée, la composition varie peu sans doute, ou mieux celle d'un constituant fixe, au besoin celle d'un élément comme l'azote. » Cependant, ils se refusent à voir dans la recherche des constituants la possibilité de résoudre la question.

Pour HOOVER et GUSTAFSON le gaz carbonique dégagé dans la respiration pourrait être calculé sur la base de l'azote total ou de l'azote aminé contenu dans l'organisme végétal.

Récemment HAFENRICHTER, commentant les résultats de KIDD, WEST et BRIGGS sur la respiration des tissus méristématiques et se basant sur le fait que les substances de réserve

augmentent avec l'âge, alors que l'intensité respiratoire diminue, tire la conclusion que le protoplasme subit des changements qui se traduisent par la diminution du pouvoir des cellules d'utiliser les substances de réserve, et il voit là une objection à l'hypothèse que la composition chimique est seule responsable de l'activité respiratoire.

OBJET DE NOS RECHERCHES

D'après l'exposé ci-dessus, on voit que ce sont surtout les substances azotées qui ont retenu l'attention des physiologistes dans la recherche des rapports entre les phénomènes dits vitaux et la constitution chimique des plantes. Cela se comprend aisément puisque le protoplasme est pour sa plus grande part formé de substances protéiques. Mais y a-t-il rapport direct entre l'intensité des manifestations physiologiques d'une plante et la quantité de protéines, ou des produits de dégradation de celles-ci, renfermées dans ces tissus ? A une telle question on n'a pas encore apporté de réponse définitive. D'ailleurs l'importance d'un constituant peut ne pas être proportionnel à la masse du corps considéré. Il est possible qu'un ou plusieurs corps, simples ou composés, soient au point de vue des activités vitales, des facteurs ayant un rôle prédominant, alors qu'ils ne figurent que dans de très faibles portions dans le contenu cellulaire. En dehors donc des protéines, on peut concevoir comme constituants pouvant régler l'intensité du métabolisme, des corps tels que le phosphore, le fer, le soufre, etc..., sous forme organique ou minérale. D'autre part la masse active peut trouver son expression dans la teneur des organismes en l'un ou l'autre des éléments, et ils sont nombreux, rentrant dans la constitution du protoplasme. Il s'en suit que le champ des hypothèses que l'on peut formuler au sujet des relations possibles entre la composition chimique et l'intensité du processus respiratoire est très étendu. Sans avoir la prétention de les aborder toutes, nous nous préoccuperons, dans cette dernière partie de notre travail, de rechercher les relations qui peuvent exister entre certains consti-

tuants et les manifestations métaboliques des Végétaux, et pour cela nous essayerons de voir si les variations de composition chimique dues à l'âge, aux conditions de développement, à la nature des organes, etc..., tant qu'il s'agit d'individus de même espèce, ou à l'espèce elle-même quand on fait porter les comparaisons sur des plantes appartenant à diverses espèces, entraînent des différences corrélatives dans l'intensité de leurs échanges gazeux. Ce faisant nous chercherons à exprimer la masse active en fonction de l'un ou de l'autre des corps formant la substance vivante.

Nous envisagerons donc successivement dans cette étude :

1°) l'influence des variations naturelles de la teneur en eau sur la respiration des plantes ;

2°) la possibilité d'exprimer la masse protoplasmique vivante à l'aide du contenu protéique des végétaux ;

3°) le rôle du phosphore lipoidique dans les échanges gazeux ;

4°) enfin nous étudierons la relation de masse entre les constituants du noyau et ceux du protoplasme et nous mettrons en parallèle les valeurs qu'elle présente avec celles offertes par la respiration d'un organisme végétal pris à différents états de son développement.

CHAPITRE I

INTENSITE RESPIRATOIRE ET VARIATIONS NATURELLES DE LA TENEUR EN EAU CHEZ LES VEGETAUX

§ I. — ETAT DE LA QUESTION

L'influence de l'eau sur l'activité vitale est trop connue pour qu'il soit nécessaire d'y insister. Les variations parfois très importantes que subissent les plantes dans leur teneur en eau ont, en général, des répercussions sur tous les phénomènes physiologiques dont elles sont le siège et en particulier sur la respiration.

Les anciennes recherches de DETMER sur les graines, de JUMELLE sur les Lichens, de JÖNNSON sur les Muscinées et celles de nombreux autres physiologistes ont mis en évidence l'importance du contenu aqueux sur la respiration des plantes réviscentes et des organes végétaux en vie ralentie.

D'expériences faites sur divers tubercules, LUND a conclu à l'existence d'un optimum d'humidité en ce qui concerne la valeur des échanges gazeux.

Les recherches plus récentes de SMITH sur tiges, feuilles et germinations ont montré l'effet d'un dessèchement partiel sur l'activité respiratoire. Une perte d'eau comprise entre 0 et 60 p. 100 provoque une augmentation de l'intensité de la respiration tandis qu'une perte d'eau plus élevée l'abaisse. Pour l'auteur cette action est due à une plus ou moins grande activité enzymatique, celle-ci étant sous la dépendance de la quantité d'eau présente.

Une pareille réaction de l'eau serait aussi, pour PALLADINE, la cause de la diminution ou de l'arrêt des phénomènes diasta-

siques se produisant dans une phase anaérobie de la respiration et ayant par cela même une grande importance dans l'intensité respiratoire véritable, puisque, d'après sa théorie, l'eau est utilisée dans une oxydation anaérobie du glucose, laquelle constitue une étape dans le phénomène respiratoire.

Pour ILJIN les variations de la teneur en eau n'auraient pas toujours le même effet sur la respiration suivant qu'on s'adresse à des végétaux xérophiles ou à des Mésophytes. Ce physiologiste a constaté que les organes foliaires partiellement desséchés des Xérophytes respirent au moins autant que les feuilles fraîches. Tandis que les Mésophytes ont des échanges respiratoires fortement augmentés par suite d'une perte partielle d'eau; ainsi la respiration de la Renoncule rampante subit une augmentation de 78 p. 100 quand elle a perdu 41 p. 100 de son eau.

MAYER et ses collaborateurs, PLANTEFOL et JACQUOT, ont rapporté, dans leurs études sur les échanges gazeux des graines et des Mousses, l'intensité des oxydations à la quantité d'eau renfermée dans les plantes, et montré très nettement qu'il existe un maximum dans les oxydations cellulaires qui correspond à un optimum de teneur en eau, optimum variable avec les espèces, mais dont les valeurs restent toutefois dans le même ordre de grandeur. Ils ont d'ailleurs défini et établi le « rendement hydrobiotique » et étudié ses variations en fonction du degré d'hydratation.

Dans le même ordre d'idées, et en employant les mêmes techniques, M. et R. BOUILLENNE-WALRAND ont étudié les repercussions des variations de l'hydratation sur la respiration des racines tubérisées de *Brassica Napus*, et observé que la surcharge en eau d'une racine fraîche de Navet provoquait un abaissement de la respiration alors qu'un dessèchement partiel l'augmentait.

§ II. — PREMIERES CONSTATATIONS

Toutes les recherches citées ont porté sur des variations très importantes du contenu aqueux des végétaux. La question se pose de savoir si les changements que nous appelons normaux, influent directement sur l'intensité des échanges gazeux de la plante. Il importe notamment de se rendre compte si les différences dans l'activité respiratoire que nous avons précédemment constatées chez les végétaux ont une liaison plus ou moins directe avec les variations dans la teneur en eau présentées par les plantes étudiées. Mais il est évident qu'une pareille question ne peut que s'appliquer aux organismes en végétation active et qu'elle ne saurait se poser pour les plantes réviviscentes.

Interspécifiquement la considération, d'une part, de la teneur en eau, d'autre part, de l'intensité respiratoire, peut-elle nous permettre de formuler une règle au sujet du comportement du processus respiratoire vis-à-vis de la richesse en eau des organes végétaux ?

Ne s'adressant qu'aux mesures faites avec des feuilles adultes d'arbustes à feuillage persistant et ne prenant que celles établies à une même période de l'année, nous relevons parmi les données renfermées dans les tableaux XXII et XXX les indications suivantes :

	Teneur en eau en p 100	Intensité respiratoire par gr. sec
14 octobre fe. <i>Hedera Helix</i>	61,0	0,571
17 » » » <i>Prunus Laurocerasus</i>	59,8	0,411
19 » » » <i>Ficus elastica</i>	70,7	0,348
16 » » » <i>Aucuba japonica</i>	67,9	0,350

Donc les feuilles de Lierre et de Laurier-Cerise renferment moins d'eau que celles de l'*Aucuba* et du *Ficus* et cependant elles ont une respiration plus forte.

Le tableau XXXI nous fournit les chiffres ci-dessous se rapportant à des limbes de plantes annuelles ou fournissant chaque année de nouvelles tiges feuillées :

	Eau en p. 100	mgr. de CO ² par gr. sec-heure
<i>Dahlia variabilis</i>	86.3	2.33
<i>Nicotiana tabacum</i>	84.8	4.15
<i>Tropæolum majus</i>	82.6	3.47
<i>Phytolacca decandra</i>	78.7	2.43
<i>Ricinus communis</i>	73.1	4.68
<i>Helianthus tuberosus</i>	72.2	2.61
<i>Polygonum compactum</i> ...	63.4	1.33

Ces seuls exemples suffisent pour montrer que des comparaisons spécifiques ne permettent en aucune façon d'établir une relation de cause à effet entre la teneur en eau et l'intensité des échanges gazeux.

Intraspecificemnt l'étude de la respiration au cours du développement nous a montré que d'une façon générale la teneur en eau ainsi que l'activité respiratoire diminuaient au fur et à mesure que la plante croissait en âge et en dimensions. Il suffit de consulter en ce qui concerne les organes foliaires le tableau XXI pour se rendre compte de la quasi-généralité du phénomène. C'est ainsi que les feuilles de *Hedera* prélevées à la même époque de l'année, mais d'âge différent, ont présenté des teneurs en eau allant de 75,3 à 65,3 p. 100 et des intensités respiratoires correspondantes passant de 2,505 à 0,414. Une pareille constatation peut être faite sur les limbes âgés de *Ficus*. Les organes foliaires d'une plante à feuilles caduques, l'*Aristolochia tomentosa*, dont l'âge différerait de quelques semaines seulement, ont donné respectivement : pour les feuilles jeunes, les chiffres de 79,9 pour la teneur en eau et de 2,617 pour la respiration ; alors que les limbes âgés renfermant 73,6 p. 100 d'eau ont émis 1 mgr. 877 de CO² par heure et par gramme sec.

Toutefois on peut trouver des exceptions comme en témoigne l'exemple du *Zea Mays*, dont les feuilles jeunes respi-

rent plus intensément que les feuilles âgées et montrent, contrairement aux espèces citées précédemment, une quantité d'eau plus élevée dans les limbes âgés que dans les limbes jeunes. D'autre part, — tableau XXX — les feuilles adultes de *Ficus* ayant présenté 75,8 p. 100 d'eau ont manifesté une intensité respiratoire exprimée par le chiffre de 0,788 ; tandis que des feuilles récoltées le même jour, adultes elles aussi, mais ne renfermant que 72,9 p. 100 d'eau ont fourni, dans les mêmes conditions expérimentales, une activité respiratoire que traduit le chiffre de 0,811, montrant ainsi une respiration un peu plus forte pour une richesse en eau moins grande.

Chez l'*Aucuba japonica* les variations dans l'hydratation des organes foliaires sont faibles quel que soit l'âge, pour une même époque de la récolte ; malgré cela les feuilles de récente formation donnent une émission de gaz carbonique beaucoup plus élevée que celles ayant atteint leur complet développement comme le prouvent les chiffres expérimentaux qui figurent au tableau XXII.

Devant ces constatations on ne saurait donc conclure à un parallélisme absolu entre la richesse en eau et l'intensité respiratoire d'organes semblables appartenant à une même espèce végétale.

En ce qui concerne les plantes dont les mesures d'intensité respiratoire ont été établies sur individus entiers comprenant racines, tiges, feuilles, et, le cas échéant, organes floraux, l'examen de nos données expérimentales conduit à la constatation générale qu'à l'accroissement en âge correspond un abaissement de la teneur en eau et de la valeur des échanges gazeux, ceux-ci étant, à défaut d'autre unité, rapportés au poids. Mais en dehors de cela, avec des plantes de même espèce, de même âge, mais de taille variable, on peut se rendre compte qu'une plus ou moins grande richesse en eau n'est pas nécessairement en corrélation directe avec une plus ou moins forte activité respiratoire. C'est ainsi que parmi les données antérieurement fournies se rapportant à divers échantillons de *Brassica Napus* on peut relever (tableau XXIX) :

Poids frais de l'unité	Eau en p. 100	Intensité respiratoire	
		par gr. frais	par gr. sec
17 gr. 00	89.9	0.389	4.27
65 gr. 00	91.5	0.246	2.90

Au sujet de pieds complets d'*Allium Porrum* nous notons d'après le tableau XXVIII :

Poids frais de l'unité	Eau en p. 100	Intensité respiratoire	
		par gr. frais	par gr. sec
21 gr. 64	92.6	0.180	2.44
56 gr. 00	92.6	0.132	1.79

Par ailleurs chez des plants fleuris de *Vicia Faba* on a trouvé (tableau XXVI) une respiration qui varie relativement peu malgré les divergences de teneur en eau, puisqu'un exemplaire pesant 52 gr. et contenant 92 p. 100 d'eau a donné une intensité rapportée au poids sec égale à 1.89, alors qu'un autre sujet pesant 74 gr. et renfermant 90.5 p. 100 d'eau a présenté, avec le chiffre de 1.83, sensiblement la même activité respiratoire.

Des mesures encore inédites faites sur diverses Algues nous ont montré que les individus d'une même espèce présentent, pour une même époque de l'année, une remarquable constance de la teneur en eau, tandis que l'intensité respiratoire varie assez fortement. C'est le cas par exemple du *Codium tomentosum*, chez qui nous avons noté comme valeurs extrêmes du pourcentage en eau les chiffres de 92.0 et de 92.8, alors que l'absorption d'oxygène a varié de 0 cm³ 193 à 0 cm³ 251 par gramme sec et par heure.

Les variations dans la respiration constatées au cours de l'année sont-elles explicables par les différences dans le contenu aqueux des feuilles ?

Sans vouloir multiplier les exemples on peut constater,

par l'observation des chiffres se rapportant à cette étude, que les limbes foliaires de *Ficus elastica*, ayant fourni en octobre 0 mgr. 990 de CO² par gramme sec heure renfermaient 71,3 p. 100 d'eau ; d'autres exemplaires semblables en apparence et prélevés en janvier, avec une intensité respiratoire très voisine : 0,936, présentaient un taux en eau de 75,2 p. 100. De même les limbes jeunes de *Hedera Helix* récoltés en juillet et en octobre ont accusé des teneurs respectives en eau égales à 75,3 et 68,7 et cependant les intensités respiratoires correspondantes ont été de 2,50 et 2,54 (tableau XXI).

Par conséquent les variations saisonnières de la teneur en eau n'exercent par nécessairement une action sur l'activité de la fonction respiratoire.

§ III. — QUESTIONS POSEES

Mais non seulement le contenu aqueux des feuilles varie chez les végétaux d'un individu à l'autre, sur une même plante, au cours d'une journée, on peut constater des différences dans la teneur en eau des mêmes organes.

On possède à ce sujet un certain nombre d'observations de date assez récente, parmi lesquelles nous citerons celles signalées par LIVINGSTON et BROWN dans une étude comparative de la transpiration et des variations, suivant les heures du jour, de la richesse aqueuse des feuilles. Les mesures ont été faites au mois d'août sur une dizaine de plantes de type xérophytique vivant dans le désert de l'Arizona. Les teneurs minima en eau ont été notées en général entre 13 et 17 heures ; dans certains cas cependant le minimum a été observé le matin vers 7 ou 9 heures. Quant à la plus grande richesse en eau, elle n'est pas apparue chez les différentes plantes étudiées au même moment de la journée ; il y a eu fréquemment plusieurs maxima. Chez certaines espèces le maximum d'hydratation s'est manifesté aux heures les plus chaudes de la journée.

KRASSNOSSELSKAIA-MAXIMOWA étudiant les variations diurnes du contenu aqueux des feuilles a constaté que, quel que soit le type écologique auquel appartiennent les plantes, elles

sont plus pauvres en eau au milieu de la journée que le matin ou le soir et les fluctuations sont beaucoup plus élevées à ce point de vue chez les Xérophytes que chez les Mésophytes.

Les résultats de CLARK, portant sur les changements de l'hydratation des feuilles de quelques arbres, montrent de telles divergences pendant le jour qu'il n'a pu définir les moments où le minimum et le maximum sont atteints. L'auteur signale des différences de teneur en eau s'élevant à 22 p. 100 entre 10 h. et 15 h., ce qui représente une perte de 65 p. 100 entre contenu originel en eau de la feuille. Une telle chute paraît d'ailleurs surprenante à KNIGHT qui, quelques années plus tard, s'est occupé du flétrissement des plantes en corrélation avec la teneur en eau.

MINA et BUTOWSKI se sont adressés à diverses Graminées cultivées et ont observé que ces végétaux ne suivaient pas la même règle en ce qui concerne les variations de leur contenu en eau au cours de la journée. Ils ont retrouvé le phénomène signalé par LIVINGSTON et BROWN de l'enrichissement en eau des feuilles au moment le plus chaud de la journée chez des plantes qui cependant ne sont pas particulièrement résistantes à la sécheresse.

Enfin les recherches de MAXIMOW et KRASSNOSSELSKY-MAXIMOW mettent nettement en évidence le fait que, malgré l'humidité entretenue du sol, vers le milieu du jour les végétaux subissent une perte sensible en eau, perte d'ailleurs plus forte chez les Héliophiles que chez les Héliophobes.

La respiration est-elle affectée par les variations que subissent les feuilles au cours de la journée dans leur hydratation ?

Avant de répondre à une telle question, il était nécessaire de se rendre compte, tout d'abord, de l'importance des variations horaires de la teneur en eau des feuilles des arbres et arbustes de nos régions. C'est qu'en effet l'exposé des recherches effectuées jusqu'à maintenant nous a montré que les constatations faites à ce point de vue avaient surtout rapport aux plantes désertiques et qu'en ce qui concerne les végétaux des

pays tempérés les observations étaient rares et manquaient de précision.

Nous nous préoccupons donc de :

1°) déterminer les variations de la teneur en eau subies par les feuilles au cours d'une journée ;

2°) étudier les répercussions des changements naturels de l'hydratation de ces organes sur leur intensité respiratoire.

§ IV. — RESULTATS EXPERIMENTAUX ET DISCUSSION

a) VARIATIONS NYCTHÉMÉRALES DE LA TENEUR EN EAU DES ORGANES FOLIAIRES DE QUELQUES ARBRES ET ARBUSTES INDIGÈNES. — Nos mesures ont porté sur les limbes foliaires du *Syringa vulgaris*, du *Pyrus communis* et du *Cerasus Avium*. Les feuilles ont été récoltées en belle saison, de juin à août, sur les mêmes arbres, sensiblement à la même distance du sol, soit environ à 1 m. 20 ou 1 m. 50, du côté ombragé quand le soleil brillait. Afin d'éliminer le plus possible l'effet des variations individuelles, les lots étaient formés de 3 à 25 feuilles approximativement semblables en tant que dimensions. Après récolte les organes foliaires étaient immédiatement nettoyés avec un tampon de coton, pesés, puis mis à l'étuve à 105°-110° jusqu'à poids constant.

Les résultats de nos pesées sont consignés dans les tableaux XXXIII à XXXVI ; dans chacun d'eux nous avons noté l'heure de la récolte, le poids frais, le poids sec, la teneur en eau. Dans deux séries expérimentales nous avons indiqué la température de l'air au moment de la récolte, pour bien montrer que nous avons opéré en dehors de conditions météorologiques estivales excessives.

Les données expérimentales fournies montrent que :

1°) les feuilles des espèces étudiées ont toujours, de juin à août, présenté une teneur en eau minima vers 15 h. et maxima dans la matinée entre 5 h. et 9 h.

2°) les écarts dans la richesse en eau se sont élevés, au cours d'un même jour, jusqu'à 8 p. 100 chez le Lilas, à 2,9 p. 100

TABLEAU XXXIII

Limbes foliaires de *Syringa vulgaris* (3 par lot)

(15 juin 1922)

Heure de la récolte	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Eau en p. 100
8 h. 30.....	2.697	0.6180	77.08
11 h. 30.....	2.798	0.7535	73.07
14 h. 30.....	2.492	0.7015	71.84
17 h. 30.....	2.250	0.5400	76.00

TABLEAU XXXIV

Limbes foliaires de *Syringa vulgaris* (6 par lot)

(11-12 juillet 1922)

Heure de la récolte	Température	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Eau en p. 100
5 heures.....	16°5	3.613	0.842	76.6
8 »	18°	4.031	1.075	73.4
10 »	21°5	3.739	0.939	74.8
12 »	22°	4.036	1.114	72.9
14 »	21°5	4.018	1.006	72.7
16 »	22°	3.848	1.207	68.6
18 »	21°5	3.844	0.999	73.9
21 »	18°	3.749	1.024	72.6
23 »	17°2	3.710	0.958	74.1
8 h. 30	16°	4.024	1.065	73.5

TABLEAU XXXV

Limbes foliaires de *Pyrus communis* (6 par lot)

(21-22 juillet 1922)

Heure de la récolte	Température	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Eau en p. 100
6 h. 15.....	17°	4.650	1.790	61.5
9 h.	21°3	4.359	1.633	62.5
12 h.	23°6	4.482	1.711	61.8
15 h.	26°	4.242	1.666	60.7
18 h.	26°	4.681	1.801	61.5
21 h.	21°2	4.702	1.707	63.6
8 h. 30.....	24°3	4.509	1.666	63.0

TABLEAU XXXVI

Limbes foliaires de *Cerasus Avium* (25 par lot)

(17-18 août 1922)

Heure de la récolte	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Eau en p. 100
6 h.....	21.620	7.041	67.43
9 h.....	17.733	6.100	65.57
12 h.....	16.646	5.480	67.08
15 h.....	20.294	7.336	63.84
18 h.....	22.926	7.555	67.04
21 h.....	19.837	6.496	67.25
24 h.....	24.330	8.389	65.51
6 h.....	20.703	6.620	68.02

chez le Poirier et à 3,6 p. 100 chez le Cerisier. Nous remarquerons qu'une différence de teneur en eau atteignant 8 p. 100 a été constatée dans la journée du 11-12 juillet chez le *Syringa*; alors qu'à la même époque de l'année, chez le *Pyrus*, la différence entre les teneurs extrêmes en eau n'a été que 2,9 p. 100 et cela pour des températures de récolte assez voisines. Il ne faudrait cependant pas conclure à des variations spécifiques très nettes entre ces deux plantes, car d'autres facteurs, humidité du sol, état hygrométrique de l'air, ventilation, etc..., peuvent intervenir. D'ailleurs en dehors des variations horaires, dans une même espèce, d'un jour à l'autre, et sous l'influence de diverses conditions météorologiques, la teneur en eau pour une même heure de récolte est susceptible de changer (tableau XXXVIII).

Nous signalerons en passant qu'ayant établi, en même temps que la teneur en eau, le taux de l'azote organique total des limbes foliaires, nous avons constaté que, rapportée au poids sec, la teneur en azote organique des feuilles subit au cours d'une journée des fluctuations assez importantes sans qu'il y ait quantitativement concordance absolue avec les variations de la teneur en eau pour tous les moments du jour. Toutefois les minima et les maxima dans l'hydratation et dans la richesse en azote apparaissent en même temps.

b) LES VARIATIONS NYCTHÉMÉRALES DE LA TENEUR EN EAU ENTRAÎNENT-ELLES DES MODIFICATIONS CORRESPONDANTES DE L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE ? — Pour répondre à cette question d'une façon rigoureuse il eut fallu établir l'intensité respiratoire d'organes identiques à ceux ayant servi à fixer la valeur du contenu aqueux et récoltés au même moment. Avec la technique que nous avons employée pour la mesure de la respiration, c'eût été trop difficile à réaliser ; car ceci aurait exigé la mise en fonctionnement de trop d'appareils à la fois. Nous avons donc résolu le problème posé d'une façon indirecte. Au lieu d'opérer le même jour, les mesures de respiration ont été faites sur des feuilles provenant des mêmes arbres et prélevées différents jours entre 8 h. et 15 h.

Les résultats exposés précédemment ont nettement montré

que la quantité d'eau renfermée dans les feuilles variait entre ces deux moments du jour. Si donc la teneur en eau influe sur l'intensité des échanges gazeux, ses variations horaires doivent modifier dans un sens déterminé l'activité respiratoire. Voyons s'il en est ainsi ?

La mesure de la respiration faite parallèlement à celle de la richesse en eau des limbes foliaires de *Pyrus communis*, récoltés du 20 au 29 juillet, à différentes heures du jour, a fourni, à 20°, les chiffres suivants :

TABLEAU XXXVII

Pyrus communis.

Heure de la récolte	Nombre de limbes	Poids frais	Poids sec	Eau en p. 100	CO ² dégagé par heure en mgr.	Intensité respiratoire	
		en gr.	en gr.			par gr. frais	par gr. sec
8 h. 30....	6	4.165	1.456	65.04	2.81	0.674	1.929
10 h.	8	5.374	2.072	61.44	2.94	0.547	1.418
11 h.	6	4.677	1.757	62.43	3.25	0.694	1.849
11 h. 30....	8	5.583	2.159	61.32	3.69	0.660	1.709
15 h.	8	6.044	2.369	60.79	3.19	0.527	1.346

La plus forte intensité respiratoire horaire, 1 mgr. 929 de CO² par gramme sec, a donc été fournie par les feuilles les plus riches en eau ; et la plus faible : 1,346, par celles ayant la teneur en eau la plus basse. Cependant le parallélisme entre la valeur de la respiration et celle du contenu aqueux n'est pas toujours respecté, puisque des limbes renfermant une quantité d'eau à peu près identique, 61,3 à 61,4 p. 100, ont fourni une émission de CO² très différente : 1,709 dans le premier cas, et 1,418 dans le deuxième.

Entre le 3 et le 11 juillet, des feuilles de Lilas, toutes récoltées et mises en expérience à 8 h. 30 du matin, ont présenté d'un jour à l'autre des variations importantes, à la fois dans leur teneur en eau et dans leur activité respiratoire, sans

qu'il y ait corrélation entre ces deux sortes de données expérimentales comme le montrent les chiffres du tableau ci-dessous :

TABLEAU XXXVIII

Syringa vulgaris.

Nombre de limbes	Poids frais en gr.	Poids sec en gr.	Eau en p. 100	CO ² (mgr.) dégagé par heure	Intensité respiratoire	
					par gr. frais	par gr. sec
6	4.147	1.097	73.55	1.92	0.462	1.750
6	4.024	0.959	76.17	1.32	0.328	1.376
8	7.136	1.543	78.38	2.19	0.306	1.419
8	6.945	2.139	69.21	2.68	0.385	1.252

L'intensité la plus faible a bien été fournie par les échantillons ayant la plus faible teneur en eau, mais d'autre part, on constate que les feuilles les plus riches en eau, 78,3 p. 100, ont présenté une activité respiratoire qui, exprimée soit par rapport au poids frais, soit par rapport au poids sec, est nettement inférieure à celle manifestée par d'autre limbes du même arbre ne contenant que 73 p. 100 d'eau.

CONCLUSIONS

Ainsi donc, quelle que soit la façon dont on aborde la question des répercussions des variations de la teneur en eau sur la respiration des plantes, tant qu'on ne se préoccupe que des changements normaux dus, soit à l'âge, soit à la saison, soit à l'heure de la récolte, soit à tout autre cause, tant qu'on ne provoque pas, artificiellement, ou une surcharge en eau, ou un dessèchement important des organes végétaux, on ne peut considérer la plus ou moins grande richesse en eau comme étant la raison déterminante de l'intensité des échanges gazeux. Les variations dans l'hydratation que peuvent subir dans la nature les plantes en vie active sont insuffisantes pour expli-

quer les changements notables que l'on constate dans l'intensité respiratoire des végétaux, soit interspécifiquement, soit entre les individus d'une même espèce.

Ces conclusions ne sont pas en opposition formelle avec celles tirées par MAYER et ses collaborateurs de leurs études sur les Mousses et les graines, car ces physiologistes, dans leurs expériences, ont fait intervenir des variations considérables de l'hydratation, variations pouvant se produire avec des plantes reviviscentes ou des organes en vie ralentie mais qui ne sont jamais réalisées naturellement chez des végétaux ou des organes tels que ceux qui ont servi à nos recherches.

D'autre part les constatations de MAXIMOW et KRASSNOS-SELSKY-MAXIMOW, montrant que certains Xérophytes peuvent perdre la moitié de leur eau sans subir de flétrissement, nous portent à croire que chez de telles plantes, tant qu'une pareille marge dans la diminution du contenu aqueux n'est pas dépassée, il ne se produit pas, sous cette seule influence, de grands changements dans l'intensité respiratoire, contrairement à ce que SMITH a observé chez les Mésophytes soumis à un dessèchement partiel.

Si bien qu'en dehors évidemment des variations individuelles, la connaissance de l'intensité respiratoire pourrait servir à fixer, dans une espèce ou pour un organe déterminé, la part de l'eau nécessaire au fonctionnement normal de l'organisme et celle constituant la réserve aqueuse.

En tout cas, chez les Végétaux et en particulier chez ceux à organisation élevée et à tissus très différenciés, il est impossible, par simples pesées, de se rendre compte de la quantité d'eau qui peut se trouver en réserve, par conséquent la connaissance de la teneur totale en eau ne peut nous renseigner sur l'activité métabolique présumée de ces êtres.

CHAPITRE II

RESPIRATION ET SUBSTANCES PROTEIQUES CHEZ LES VEGETAUX

§ 1. — PROBLEME POSE ET BUT DU TRAVAIL

L'étude des constituants azotés qui forment, en dehors de l'eau, la majeure partie du protoplasme peut-elle nous apporter quelques précisions sur la notion de masse active ? Les teneurs respectives en substances protéiques, ou en leurs dérivés, vont-elles montrer dans leurs variations à l'intérieur d'une espèce, ou entre les espèces végétales, une corrélation avec les différences d'activité respiratoire constatées précédemment chez les nombreux végétaux que nous avons étudiés, et ce faisant donner une idée de leur importance dans les processus métaboliques en général ?

Dans l'espoir de pouvoir répondre à ces questions, nous avons entrepris au cours de ces dernières années toute une série de recherches dont quelques-unes seulement seront exposées dans ce chapitre.

L'exposé succinct que nous avons fait antérieurement des hypothèses émises par les différents auteurs qui se sont préoccupés de chercher la cause des nombreuses variations d'activité respiratoire observées chez les plantes, a montré qu'en dehors de PALLADINE et des physiologistes américains SPOEHR, MAC GEE et HAFENRICHTER, le problème des rapports possibles entre l'intensité des échanges gazeux et la composition chimique des organismes végétaux n'a guère été abordé expérimentalement. C'est ainsi qu'on a attribué aux substances azotées une grande importance dans l'activité physiologique des plantes sans apporter de véritables preuves sur le rôle qu'elles jouent. D'une façon générale on peut dire que jusqu'à maintenant on n'a pas

réussi à dégager, chez les végétaux, une relation de cause à effet entre la masse de la substance vivante et l'intensité de ses manifestations.

Comment peut-on exprimer la masse active d'une plante, la substance vivante étant considérée comme ayant une nature albuminoïde ?

Par l'azote total qu'elle renferme ? Les recherches récentes de TERROINE et de ses élèves ont nettement établi qu'en pratique, la masse active d'un animal homéotherme pouvait être présentée par l'ensemble de ses protéines et comme, chez les animaux, les composés azotés non-protéiques sont en quantité négligeable, on peut, avec une assez grande rigueur, exprimer la masse des substances albuminoïdes à l'aide de l'azote total. Mais les données analytiques acquises sur la composition des végétaux mettent en évidence l'existence de substances azotés non protéiques dont la présence résulte de l'activité fonctionnelle du protoplasme. Ces matières azotées peuvent être des produits de réserve, d'excrétion ou tout simplement des substances intermédiaires plus ou moins labiles ; elles existent sous diverses formes, aminée, amidée, ammoniacale, etc..., et elles se trouvent en quantité très variable suivant la nature et l'état de développement des organes.

La représentation de la masse vivante par simple dosage d'azote total paraît donc, à première analyse, dépourvue de sens quand on a affaire à des organismes végétaux, même lorsque le dosage de l'azote est fait par la méthode de KJELDAHL qui, laissant les nitrates, ne fournit en réalité que la valeur de l'azote organique.

Les substances protéiques prises en totalité fournissent-elles une exacte représentation de la substance protoplasmique d'une plante et permettent-elles des comparaisons valables dans l'étude des manifestations vitales des végétaux ?

L'importance des substances albuminoïdes dans le phénomène respiratoire a été pour la première fois mise en avant par PALLADINE dans ses recherches sur la respiration des feuilles vertes et des feuilles étiolées. Cet auteur compare la cellule à une fabrique dans laquelle les matières protéiques jouent le

rôle de machines dont le fonctionnement est assuré par l'apport de combustible représenté par les hydrates de carbone, et il écrit que « c'est de la quantité de matières protéiques que dépend la quantité de travail produit par la cellule » ; les réserves en hydrates de carbone ne font qu'assurer la continuité de la respiration sans influencer sur son intensité. Cette affirmation semble confirmée par les comparaisons faites sur feuilles de Fève et de Blé, étiolées ou non, dont il mesure à la fois l'intensité respiratoire et le contenu en N des protéines. Il en résulte, pour cet auteur, que l'intensité des phénomènes physiologiques doit être rapportée à l'unité de poids de substances protéiques.

PALLADINE se rendit compte plus tard que les constatations qu'il avait faites ne pouvaient s'appliquer qu'aux organes, surtout aux feuilles, qui ne renferment que peu ou pas de matières azotées de réserve, et qu'il ne pouvait en être ainsi avec les graines en germination. Des recherches qu'il fit sur des germinations de Blé, de Lupin et de Fève, il conclut que l'intensité de la respiration d'un végétal ne doit pas être réglée par la totalité des substances protéiques qu'il renferme, mais par la masse des substances azotées actives. Dans les germinations, en période de respiration normale, c'est-à-dire lorsque tout le protoplasme est à l'état de vie active, quand la quantité de combustible respiratoire est suffisante, pour une température donnée, « le rapport entre la quantité d'acide carbonique dégagé par diverses plantes en une heure à la quantité d'azote

non-digestible est une constante : $\frac{\text{CO}_2}{\text{N}} = a$ ». A 19°-20° cette

constante s'est montrée égale à 1,1 environ. Malgré ses résultats expérimentaux PALLADINE attribuait à la loi qu'il énonçait, une valeur encore hypothétique, à juste raison d'ailleurs, car ses recherches ultérieures vinrent quelque peu diminuer la portée de ses expériences et infirmer ses conclusions.

D'une étude que nous avons entreprise sur végétaux hétérotrophes et autotrophes il ressort que la substance protoplas-

mique active ne peut être définie par le reste azoté non digestible sous l'action du suc gastrique. Le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{N non digestible}}$ a d'ailleurs montré, chez les plantes supérieures, de grandes variations d'une espèce à l'autre, et avec des cultures d'un Champignon prises à différents états de développement, nous n'avons trouvé aucune constance dans le rapport entre la respiration et la teneur en azote non digestible.

Revenant à l'idée première de PALLADINE, nous avons fait au sujet des rapports entre le contenu protéique des organismes végétaux et leur activité respiratoire un certain nombre d'observations qui feront l'objet du présent chapitre.

§ II. — TECHNIQUE

CHOIX DU MATÉRIEL. — Les matériaux sur lesquels les dosages ont été faits provenaient de fragments ou d'individus totaux appartenant à des espèces végétales les plus diverses. Nous avons utilisé des feuilles, des rameaux, des plantes entières depuis les stades jeunes jusqu'au moment de la floraison et de la formation des fruits. C'est ainsi que nous avons employé des Poireaux pesant de 10 à 191 gr., des Fèves de 80 gr. à 165 gr., et des Lupins dont le poids variait de 5 gr. 7 à 27 gr. 4.

Nous avons en outre particulièrement suivi l'évolution des substances albuminoïdes dans des mycéliums de *Sterigmato-systis nigra* prélevés après une durée de culture variant de 2 à 11 jours. Les Champignons étaient lavés plusieurs fois à l'eau distillée après leur récolte, afin d'enlever l'azote du liquide de culture interposé entre les filaments.

L'intensité respiratoire de tous les échantillons utilisés pour les dosages avait été précédemment évaluée par rapport au poids sec de substance.

DOSAGE DE L'AZOTE PROTÉIQUE TOTAL. — Pour le dosage nous avons suivi la technique utilisée par BEULAYGUE et par MOLLIARD. Pour cela la substance sèche exactement pesée était

placée dans un flacon d'ERLENMAYER avec 50 cm³ d'eau distillée. Quand l'eau avait bien imbibé la substance on chauffait à ébullition pendant dix minutes afin de coaguler les vraies albumines. On ajoutait ensuite 0 gr. 250 d'alun pour précipiter les matières azotées telles que les globulines et 2 cm³ d'acide acétique cristallisable pour précipiter les albumines solubles. On portait à nouveau à l'ébullition pendant cinq minutes. Après refroidissement le tout était versé sur un papier filtre sans cendres et le précipité sur filtre était lavé plusieurs fois à l'eau distillée jusqu'à la disparition de l'acidité des eaux de lavage. Après séchage à l'étuve le dosage de l'azote était fait par micro-Kjeldahl sur la totalité du précipité sur filtre. Pour cela la destruction de la substance organique était pratiquée dans un matras à long col avec quelques centimètres cubes d'acide sulfurique pur en présence d'un petit cristal de sulfate de cuivre comme catalyseur. La distillation de l'ammoniac avait lieu dans l'appareil de PARNAS-WAGNER. On se servait pour la titration d'une solution de soude N/70 et du rouge de méthyle comme indicateur.

Dans le cas des végétaux supérieurs on utilisait ordinairement 2 gr. de substance sèche. Dans les dosages sur *Sterigmatocystis*, nous n'avons employé à chaque fois qu'un gramme environ de mycélium séché et broyé.

§ III. — RESULTATS EXPERIMENTAUX

Les résultats de nos mesures sont consignés dans les tableaux XXXIX et XL pour les végétaux supérieurs. Les données se rapportant au *Sterigmatocystis nigra* sont réunies dans le tableau XLI.

Pour ce dernier organisme nous avons, dans les mycéliums, outre l'azote protéique, dosé accessoirement et par micro-Kjeldahl, l'azote organique total, ce qui nous a permis d'établir par différence l'azote soluble, en notant cependant que les chiffres ainsi obtenus en ce qui concerne cette dernière forme d'azote ne représentent, à cause de la méthode utilisée, que l'azote soluble diminué de celui des nitrates.

TABLEAU XL

Nombre et nature des échantillons	Poids sec en gr.	CO ² dégagé par heure en mgr.	N protéique en gr.	N protéique par gr. sec de substance	CO ² N protéique
1 plante entière de <i>Brassica Napus</i>	6.1710	26.40	0.2170	0.0350	121.6
8 plantes entières d' <i>Allium Porrum</i>	6.2135	14.00	0.2305	0.0370	60.7
7 »	11.1732	27.32	0.3528	0.0316	77.4
3 »	12.3943	22.28	0.3717	0.0299	59.9
1 »	6.8328	14.28	0.2205	0.0322	64.7
1 »	12.2048	25.24	0.3542	0.0290	71.2
6 » de <i>Phaseolus multiflorus</i> ...	9.4472	14.30	0.2710	0.0286	52.7
16 » de <i>Lupinus albus</i>	6.6315	14.90	0.2478	0.0373	60.1
15 »	7.9957	16.60	0.2800	0.0350	59.2
8 »	9.7585	19.23	0.3094	0.0317	62.1
5 »	18.5115	23.16	0.4099	0.0221	56.5
1 plante entière fleurie de <i>Vicia Faba</i>	7.4187	14.20	0.2721	0.0366	52.1
1 »	9.4865	15.32	0.3276	0.0347	46.7
1 »	10.6043	12.40	0.3521	0.0332	35.2
1 »	14.4503	20.40	0.3931	0.0272	51.8

TABLEAU XLI

Sterigmatocystis nigra.

Age des cultures		N organique (gr.) par gr. sec de mycélium	N protéique (gr.) par gr. sec de mycélium	N soluble (gr.) par gr. sec de mycélium
A....	2 jours	0.0635	0.0431	0.0204
	3 »	0.0575	0.0375	0.0200
	4 »	0.0426	0.0337	0.0089
	5 »	0.0414	0.0270	0.0144
	6 »	0.0382	0.0278	0.0104
	7 »	0.0350	0.0270	0.0080
	9 »	0.0330	0.0269	0.0061
	11 »	0.0350	0.0279	0.0071
B....	2 jours	0.0624	0.0487	0.0137
	3 »	0.0590	0.0444	0.0146
	4 »	0.0589	0.0410	0.0179
	5 »	0.0540	0.0417	0.0123
	6 »	0.0475	0.0333	0.0142
	7 »	0.0428	0.0296	0.0132
C....	2 jours	0.0651	0.0405	0.0246
	4 »	0.0544	0.0397	0.0147
	5 »	0.0544	0.0372	0.0172
	9 »	0.0415	0.0326	0.0089
	11 »	0.0391	0.0288	0.0103
D....	2 jours	0.0660	0.0455	0.0205
	3 »	0.0633	—	—
	5 »	0.0459	0.0275	0.0184
	7 »	0.0410	0.0251	0.0159
	9 »	0.0330	0.0246	0.0084
	11 »	0.0324	0.0264	0.0060

En même temps que les données fournies par les dosages, nous avons indiqué, soit la quantité de gaz carbonique émis par heure, soit l'intensité respiratoire exprimée par le débit horaire de CO_2 rapporté au gramme de substance sèche.

Enfin nous avons établi le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{N protéique}}$ pour tous les végétaux et organes verts utilisés.

§ IV. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

L'examen des chiffres conduit à un certain nombre de constatations d'ordre soit chimique, soit physiologique.

a) CAS DES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS. — Parmi les arbustes étudiés l'*Aucuba japonica*, le *Ficus elastica* et le *Prunus Lau-rocerasus* ont présenté dans leurs limbes foliaires une teneur en azote protéique, rapportée au poids sec, plus élevée dans les organes jeunes que chez ceux ayant atteint l'âge adulte ; chez le *Hedera Helix* c'est le contraire qui se produit. Cette dernière observation permet de dire qu'il n'y a pas, chez cette espèce, de rapport direct entre la richesse en substances albuminoïdes et l'intensité respiratoire, puisque les feuilles âgées ont une respiration considérablement moins forte que celle des organes foliaires jeunes.

D'ailleurs en dehors du cas des feuilles de Lierre, le taux plus élevé des protéines dans les limbes jeunes des autres arbustes par rapport à celui des organes homologues adultes ne correspond pas, à beaucoup près, aux différences qu'accusent les intensités respiratoires respectives comme il ressort de l'examen des valeurs que prend le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{N protéique}}$

D'autre part les comparaisons portant sur l'expression de ce rapport établi au sujet des feuilles ou des rameaux appartenant à d'autres espèces ne mettent aucunement en relief une proportionnalité entre le contenu protéique et l'activité respiratoire des organes.

Les rameaux et les plantes prises en totalité sont plus

riches en protéines que les organes foliaires. Chez les plantes entières on constate que la teneur en N albuminoïde varie d'une façon assez sensible d'un individu à l'autre de même espèce. En général la richesse en substances protéiques diminue avec l'âge (exemple : *Lupinus albus*), et avec le poids quand on s'adresse à des sujets de même âge et au même stade de végétation mais de taille différente (*Allium Porrum* et *Vicia Faba*).

Si, interspécifiquement, quand on s'en rapporte aux données concernant ces espèces et celles établies avec des plantes entières de *Brassica Napus* et de *Phaseolus multiflorus*, on

constate des différences dans la valeur du rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{N protéique}}$

telles que l'on ne peut conclure à une influence de la masse de protéines sur l'intensité respiratoire des végétaux, il apparaît cependant qu'à l'intérieur de l'espèce, l'importance quantitative des substances protéiques se fait sentir sur l'activité vitale puisque, quels que soient les dimensions des individus et l'état de leur développement, il y a assez peu de variations dans le rapport de l'azote de leurs constituants albuminoïdes et la quantité de gaz carbonique qu'ils émettent dans l'unité de temps. C'est ainsi que chez les divers Lupins mis en expérience la valeur de la relation $\frac{\text{CO}_2}{\text{N protéique}}$ est restée comprise

entre 56 et 62 ; chez les pieds fleuris de Fève le rapport s'est montré, à une exception près, situé au voisinage de 50 et chez les Poireaux de taille très variable il a oscillé entre 59 et 71, dans un cas seulement il a atteint le chiffre de 77.

Il est à remarquer que la valeur du rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{N protéique}}$ n'est pas meilleure au point de vue de la constance dans le cas de l'*Allium Porrum* que celle de la relation $\frac{\text{CO}_2}{\text{Poids sec}}$ mais elle reste enfermée dans des limites beaucoup plus étroites chez le Lupin et la Fève que ne l'étaient les chiffres d'intensité respiratoire établis en fonction du poids des organismes. Il semble donc que, jusqu'à un certain point, chez ces

espèces, la masse des protéines est un meilleur représentant de la masse vivante que le poids brut.

b) CAS DU CHAMPIGNON. — Nos premiers essais de dosage des différentes formes d'azote sur mycéliums de *Sterigmato-cystis nigra* ont été faits en ne nous préoccupant, au moment de la récolte, uniquement que de l'âge des cultures. Nous nous sommes très rapidement rendu compte que les diverses substances azotées présentaient, pour une même durée de développement des mycéliums, des variations sensibles et telles que la seule considération des données acquises, en procédant de cette façon lors du prélèvement des échantillons, ne permettait pas de tirer des conclusions rigoureusement valables.

En ce qui concerne le dosage des substances protéiques, on se rendra compte du fait signalé en consultant les chiffres ci-dessous :

Age des cultures	Poids sec (en gr.) de mycélium employé	N protéique total en gr.	N protéique (en gr.) par gr. sec de mycélium
2 jours.....	1.0247	0.03885	0.0379
2 »	0.9403	0.04285	0.0455
7 jours.....	1.0	0.02200	0.0220
7 »	1.0341	0.02656	0.0256
9 jours.....	1.0	0.03030	0.0303
9 »	1.0	0.02430	0.0243
9 »	1.0	0.02732	0.0273

Nous avons déjà signalé le fait qu'en dépit des précautions prises : composition et volume identiques du milieu de culture,

égale température de développement, mode opératoire exactement le même dans la pratique de l'ensemencement, etc..., pour des raisons qui nous échappent, les cultures ne se développent pas exactement avec la même rapidité, et ceci se manifeste, après une durée égale de séjour au thermostat, par des variations de poids d'un mycélium à l'autre. C'est sans doute pour les mêmes raisons qu'il se produit des variations de composition chimique dans les cultures de même âge et c'est évidemment là un obstacle aux comparaisons rigoureuses.

Afin d'éviter, ou tout au moins d'atténuer ces différences, et pour suivre avec plus de rigueur les changements de composition chimique qui se produisent au cours du développement chez le *Sterigmatocystis nigra*, nous avons fait, à chaque fois, de nombreuses cultures pour permettre la récolte, dans une même série, à des intervalles de temps rapprochés, presque jour par jour, d'une quantité suffisante de substance. Nous avons ainsi procédé à quatre séries de cultures qui sont désignées dans le tableau XLI, par les lettres A, B, C, et D. Ces cultures provenaient du développement de spores prélevées sur quatre souches différentes de *Sterigmatocystis*. Dans ce tableau sont réunis les résultats des dosages d'azote organique total, d'azote protéique, et les chiffres d'azote soluble obtenus par différence.

Cette présentation des données sur les variations de la richesse en substances azotées des mycéliums de *Sterigmatocystis* justifie notre façon d'opérer dans l'obtention des cultures du Champignon. Il ressort très nettement qu'une telle manière de faire permet d'avoir une idée beaucoup plus précise de l'évolution, avec la durée de culture, des constituants azotés dans cet organisme. Le rangement par séries montre, avec évidence, que le taux de l'azote organique baisse journellement. Les chiffres extrêmes de 6,2 et de 6,6 p. 100 d'azote organique trouvés pour les mycéliums âgés de deux jours sont tout à fait comparables à ceux obtenus par TERROINE, WURMSER et MONTANÉ sur la même Mucédinée ; ces auteurs indiquent en effet un taux normal compris entre 5,4 et 6,4 en p. 100 du poids sec.

Au bout de 11 jours de développement, la teneur tombe au voisinage de 3,3 p. 100, chiffre un peu plus élevé que celui trouvé par les auteurs cités, qui indiquent en fin d'inanition complète, sans azote ni chaine ternaire dans le substratum, une teneur allant de 2,32 à 2,82 p. 100. La différence signifie qu'au bout de 11 jours de séjour sur le milieu l'inanition n'est pas totale. Ces résultats confirment d'autre part leur conclusion qu'au cours de l'inanition ce sont les substances azotées qui sont consommées, la cellulose ne jouant pas le rôle de réserve. Récemment TERROINE et SZUCS en poussant l'inanition jusqu'au 18^e jour de culture à 38°, ont trouvé une teneur en azote total égale à 2,3 p. 100 du poids sec de substance.

Quant à l'azote protéique, le taux, suivant les cultures, varie de 4,0 à 4,8 p. 100 au début du développement; il diminue ensuite assez rapidement d'un jour à l'autre, de telle façon que parfois, dès au bout de 5 jours — séries A et D —, la teneur n'est plus que de 2,7 p. 100. Ce taux atteint, il ne change guère puisque le chiffre le plus bas que nous ayons trouvé, représente 2,4 p. 100 du poids sec de mycélium.

TERROINE et SZUCS ont aussi étudié les variations des substances protéiques chez le *Slerigmatocystis* au cours de l'inanition, mais en employant la méthode de VOIT précédemment utilisée par BONNET sur germinations de *Lupinus luteus* et d'*Ervum lens*. Leurs résultats montrent que le taux en N protéique ne change guère après 3 jours de développement suivis de 5 jours d'inanition sur milieu renfermant du glucose, mais dépourvu de sulfate d'ammoniaque, et que ce n'est qu'à partir de ce temps que les protéines disparaissent. Ceci indique, et ils le font justement remarquer que jusqu'à ce moment il y a absence d'inanition réelle. Dans nos expériences, au contraire, cette inanition apparaît après deux ou trois jours de développement, marquée à la fois par la diminution du poids de la récolte, la formation des spores et la disparition des albuminoïdes. Il s'en suit que, contrairement aux conclusions de ces physiologistes, il n'y a pas, pendant quelques jours, de vie normale assurée par des réserves ternaires. Très rapidement, c'est-à-dire dès le troisième jour, le Champignon pour subvenir à ses besoins fait appel à ses réserves azotées qui existent sous

forme de substances labiles. Ceci est marqué par la diminution mise en évidence dans le tableau XLI, de l'azote soluble d'une part, diminution telle que le taux de 2 p. 100 de cette forme d'azote tombe à 0,6 environ au bout de 11 jours, et d'autre part, par la baisse pendant les premiers jours, jusqu'au cinquième, et parfois jusqu'au neuvième, du taux de l'azote protéique. A partir environ du cinquième jour on peut admettre que seules les substances azotées solubles sont utilisées pour le fonctionnement de l'organisme, à moins qu'elles ne passent, au cours de l'autolyse, purement et simplement par dissolution dans le substratum. En tout cas, l'existence d'albumines de réserve n'est possible que dans les tous premiers jours de développement. Est-elle certaine ? N'y a-t-il pas, comme TERROINE et SZUCS le prétendent, dans la diminution des protéines, simple traduction de la diminution de la substance vivante comparativement au squelette cellulosique qui forme une part importante du mycélium ? La question reste posée.

En ce qui concerne les rapports entre la respiration et la teneur en substances protéiques du *Sterigmatocystis nigra*, il suffit de faire appel, d'une part, aux valeurs antérieurement fournies par les mesures d'intensité respiratoire faites sur cultures de ce Champignon (tableau XIX), et, d'autre part, aux résultats des dosages d'azote albuminoïde se rapportant aux mycéliums récoltés 2 et 11 jours après l'ensemencement, pour constater l'absence totale de parallélisme entre l'activité respiratoire et la richesse en matières protéiques. A 9 jours d'intervalle la respiration varie dans la proportion de 17 à 1 ; alors que l'azote des protéines ne diminue guère, dans le même laps de temps, qu'à peine de moitié. D'ailleurs dans les mycéliums de la Mucédinée, en général à partir du sixième jour, la teneur en substances protéiques change fort peu, et cependant l'intensité respiratoire continue à décroître régulièrement et très fortement.

Par conséquent, en admettant que l'activité métabolique soit sous la dépendance de la quantité de substance vivante, dans les Champignons plus encore que dans les végétaux autotrophes, les protéines prises en totalité ne peuvent servir, à elles seules, à exprimer la masse protoplasmique active.

CHAPITRE III

INFLUENCE DE LA TENEUR EN PHOSPHORE LIPOIDIQUE SUR LA RESPIRATION DES PLANTES

§ I. — HISTORIQUE ET POSITION DE LA QUESTION

Les recherches faites en ces trente dernières années ont permis, grâce surtout à la pratique de l'ultramicroscope, de se faire une idée exacte de la structure du contenu cellulaire ; les résultats obtenus ont conduit à admettre que le protoplasme est de nature colloïdale, et on le considère actuellement comme étant un hydrogel plus ou moins fluide. Pour PROWAZECK le cytoplasme formerait un système biphasique dont la phase continue serait formée d'albuminoïdes et la phase dispersée serait constituée par les lipoides. Ce sont les substances lipoidiques qui contribuent à faire du cytoplasme un système hétérogène quoique, comme le fait remarquer FAURÉ-FRÉMIET, il existe des cytoplasmes homogènes renfermant des lipoides. Ainsi au point de vue chimique le protoplasme serait, d'après les données les plus récentes, une sorte d'émulsion d'albumines et de lipoides. Quant au contenu nucléaire, à l'état d'hydrogel ou d'hydrosol, il formerait un système hétérogène de nature moins bien définie ; il renferme surtout des nucléoprotéïdes et des lipides.

En dehors donc des albuminoïdes, les lipoides jouent un rôle important dans la constitution du protoplasme, et on les rencontre, d'une façon normale, dans toutes les cellules, comme l'ont montré les recherches de MAYER et de SCHAEFFER.

Les lipoides existent sous diverses formes : cholestérines animales et végétales qui sont des substances ternaires, phosphatides comprenant lécithines et lécithides qui renferment

de l'azote et du phosphore et qui peuvent former avec les albuminoïdes des lécithalbumines.

Il est à remarquer aussi que les mitochondries que l'on rencontre dans le protoplasme, et dont on connaît maintenant l'importance considérable dans l'activité cellulaire, sont de nature lipoïdique.

Le rôle des substances lipoïdiques apparaît comme étant complexe. D'après OVERTON qui introduisit la dénomination de lipoïdes, la membrane vivante de la cellule, ou prétendue membrane protoplasmique, serait formée essentiellement de lipoïdes; cette opinion qui est aussi celle de H. MAYER n'est d'ailleurs pas admise par tous les biologistes. Pour NATHANSON, la membrane protoplasmique ou, ce qui est certainement plus exact, la surface de l'hydrogel protoplasmique, comprendrait des plages de nature lipoïdique et d'autres régions qui seraient de nature protéique. Il est probable que la couche externe protoplasmique est simplement plus riche en lipoprotéides que le reste du protoplasme.

Quoi qu'il en soit, le fait que les lipides, seuls ou avec les protéiques, forment la pellicule protoplasmique, donne à ces substances un rôle important dans la perméabilité cellulaire. Les lipoïdes modifient, en effet, la solubilité de beaucoup de corps et c'est ce qui permet à ces derniers de traverser la couche externe et de pénétrer dans les régions internes du protoplasme.

D'autre part, on peut attribuer, au point de vue respiratoire, une grande importance à certaines substances lipoïdiques, telles que les lécithines par exemple, car ces composés sont très facilement oxydables et d'après LOEW, lorsque les organismes font appel, comme matériel respiratoire, aux substances grasses, celles-ci ne peuvent être utilisées que lorsqu'elles sont incorporées à la molécule d'un phosphatide.

En outre, on sait que pour WARBURG le fer est l'agent des oxydations cellulaires, le fer étant réparti en certains points de la membrane protoplasmique. Or si le fer peut se fixer sur la partie périphérique de la cellule, c'est que justement celle-ci renferme des lipoïdes, en particulier la lécithine qui, comme

un certain nombre d'autres corps, provoque la formation de sels ferreux ayant la propriété de fixer l'oxygène moléculaire pour le restituer ensuite sous la forme active.

Enfin les stérines peuvent fixer de l'eau, grâce à cela elles jouent un rôle de régulation et contribuent à maintenir à peu près constante la teneur en eau de la cellule normale.

Pour toutes ces raisons l'étude des lipoides renfermés dans un tissu ou dans un organisme paraît présenter un grand intérêt et on est en droit de se demander si la connaissance de la teneur en ces substances ne peut apporter quelques renseignements sur les variations du métabolisme des êtres, animaux ou végétaux, et en particulier sur l'intensité des échanges gazeux.

W. PALLADINE a accordé une grande importance aux lipoides dans la vie des cellules, surtout à cause de leur propriété de pouvoir se lier à des éléments divers ; il les considère comme formant une sorte de ciment rattachant ces substances au protoplasme lui-même : « Dank ihrer Fähigkeit, sich mit den verschiedenartigsten Stoffen zu verbinden, funktionieren die Lipoiden sozusagen als ein Zement, welches im lebenden Protoplasma die verschiedensten Stoffe zu einem Ganzen verbindet. » Partant de cela il fit, en collaboration avec STANEWITSCH, une série d'expériences pour montrer leur rôle dans le phénomène respiratoire. En traitant des germinations de Blé par différents solvants des substances lipoidiques, acétone, benzol, chloroforme, etc..., ces auteurs montrèrent que les plantes ainsi traitées et ensuite imbibées d'eau présentaient une respiration intramoléculaire qui était d'autant plus faible que les liquides extractifs avaient enlevé une plus grande quantité de lipoides aux plantes. PALLADINE et STANEWITSCH attribuent l'effet principal des lipoides à leur phosphore ; cependant ils constatent qu'il n'y a pas proportionnalité complète entre la quantité de phosphore extrait et l'abaissement de l'intensité respiratoire. Comme les lipoides ont la propriété d'absorber de l'oxygène, ils posent l'hypothèse que ces substances sont probablement en relation avec les chromogènes respiratoires dont PALLADINE avait montré antérieurement

l'influence dans les processus d'oxydation chez les végétaux comme fixateurs d'oxygène. D'un point de vue semblable, VERNON dans ses recherches a tenté de prouver que les oxydases des animaux étaient en rapport avec les lipoides cellulaires. Ces suggestions ont été assez récemment rappelées par GALLAGHER dans un exposé sur le mécanisme de l'oxydation chez les plantes.

Mais tous les lipoides ne renferment pas du phosphore, puisque seuls les phosphatides en contiennent. Les phytostérines qui en sont dépourvues ne sont peut-être que des substances de réserve, par conséquent au point de vue métabolique le rôle primordial doit revenir aux phosphatides et en premier lieu aux lécithines. Dès lors, plutôt que de s'adresser à la totalité des lipoides obtenus par extraction à l'aide de leurs solvants, il semble préférable de ne considérer que le phosphore lipoidique, c'est-à-dire le phosphore en tant que constituant normal du protoplasme, en dehors de celui qui peut rentrer dans la composition des réserves, et on peut penser que ce phosphore lipoidique pourra donner, indirectement, l'expression de la substance vivante renfermée dans l'organisme.

§ II. — OBJET DU TRAVAIL

En raison de l'importance certaine des lipoides dans les manifestations vitales de la cellule, en raison des considérations exposées plus haut et qui autorisent à attribuer à ces substances un rôle dans le phénomène respiratoire, enfin à cause de la possibilité d'une représentation de la masse active par la quantité de phosphore lipoidique contenue dans un organisme, nous avons été amené à rechercher si la teneur en ce constituant était directement liée à l'intensité des échanges gazeux de la plante.

§ III. — TECHNIQUE

CHOIX DU MATÉRIEL. — Nos recherches ont porté sur différents végétaux pour lesquels nous avons donné antérieurement la valeur de l'intensité respiratoire en fonction du poids sec : mycéliums de *Sterigmatocystis nigra*, germinations de *Phaseolus multiflorus*, de *Vicia Faba*, de *Lupinus albus* ; individus complets mais de taille différente d'*Allium Porrum*.

A titre comparatif avec le *Sterigmatocystis* nous avons étendu nos dosages de phosphore lipodique à d'autres Thallophytes dont deux Champignons, le *Rhizopus nigricans* et le *Penicillium glaucum*, et à une Bactérie, le *Bacille de la Fléole*.

— RÉCOLTE ET PRÉPARATION DU MATÉRIEL. — Les mycéliums de *Sterigmatocystis nigra* qui ont été employés pour le dosage du phosphore lipodique provenaient de cultures faites dans les mêmes conditions et récoltées de la manière qui a été décrite précédemment, mais après assèchement partiel au papier filtre, ils étaient coupés en menus fragments dont deux parts très inégales étaient faites. La plus petite était répartie en deux lots, qui, après pesée, étaient portés à l'étuve à 105° pour dessèchement complet et établissement de la teneur en eau ; la plus grosse part était pesée puis immédiatement mise dans l'alcool à 95° et conservée pour l'extraction des phosphatides et le dosage du phosphore lipodique.

Les mycéliums de *Rhizopus nigricans* et de *Penicillium glaucum* provenaient de cultures faites comme celles du *Sterigmatocystis nigra* sur milieu salin de Czapek additionné de 3 p. 100 de glucose et de 0,5 p. 100 de sulfate d'ammoniaque.

Les Bacilles de la Fléole s'étaient développés sur le milieu indiqué par TERROINE et LOBSTEIN pour la culture du Bacille tuberculeux et renfermant 4 p. 100 de glucose et 1 p. 100 d'asparagine comme source azotée par litre de solution nutritive.

Les végétaux verts aussitôt après détermination de leur intensité respiratoire avaient été coupés en menus fragments et mis dans l'alcool à 95°.

EXTRACTION DES PHOSPHATIDES ET DOSAGE DU PHOSPHORE LIPOÏDIQUE. — L'extraction des phosphatides était faite au Kumagava par ébullition d'une durée de huit heures sur des quantités de mycéliums frais allant de 1 gr. 5 à 5 gr. 7. Pour les végétaux verts nous avons, pour un même échantillon, utilisé jusqu'à 42 gr. de substance répartie en trois lots.

L'alcool de précipitation et d'extraction était traité suivant les indications fournies par LEMELAND pour le dosage des lipoides dans le sang et dans les tissus, et le phosphore était dosé par la méthode de NEUMANN-GREGERSEN. Les opérations que comporte cette technique sont longues et délicates mais nous avons vainement essayé de les réduire et de les simplifier.

§ IV. — RESULTATS EXPERIMENTAUX

Les dosages du phosphore lipoidique sur différents microorganismes ont fourni les données suivantes :

Sterigmatocystis nigra

Age des cultures	Poids frais utilisé en gr.	Phosphore lipoidique en mgr.	Phosphore lipoidique (mgr.) par gr. frais de mycélium	
66 heures....	3.181	0.45	0.141	} moyenne 0.142
66 »	3.764	0.52	0.138	
66 »	5.250	0.78	0.148	
66 »	4.955	0.72	0.145	
75 »	5.575	0.79	0.141	

Les cultures de 66 heures ont donné respectivement comme teneur en eau les chiffres de 81.21, 80.95, 80.16 et 80.00 p. 100, soit en moyenne 80.57 p. 100. Donc les mycéliums de *Sterigmatocystis* prélevés après 3 jours de culture renferment environ 0 mgr. 73 de phosphore lipoidique par gramme de substance sèche. De recherches inédites faites sur ce Champignon au cours de l'inanition, il résulte que la teneur en phos-

phore total est 10 fois plus élevée que celle en phosphore lipoidique.

Penicillium glaucum

Age des cultures	Poids frais utilisé en gr.	Phosphore lipoidique en mgr.	Phosphore lipoidique (mgr.) par gr. frais de mycélium	
66 heures....	3.367	0.81	0.240	} moyenne 0.264
70 »	4.455	1.25	0.280	
70 »	4.360	1.19	0.272	
75 »	3.400	0.90	0.264	

Des fragments des mêmes cultures renfermaient : 73.10, 73.55, 72.85 et 72.14 p. 100 d'eau, soit en moyenne 72.91 p. 100. La quantité de phosphore lipoidique par gr. sec de mycélium s'élève donc à 0 mgr. 97.

■ *Rhizopus nigricans*

Age des cultures	Poids frais utilisé en gr.	Phosphore lipoidique en mgr.	Phosphore lipoidique (mgr.) par gr. frais de mycélium	
48 heures....	1.865	0.44	0.235	} moyenne 0.300
72 »	1.512	0.42	0.277	
75 »	5.763	1.87	0.324	
96 »	2.014	0.48	0.238	

Des mycéliums de cette Mucorinée âgés de 75 heures, mis à l'étuve à 105° jusqu'à poids constant ont montré une teneur en eau égale à : 63.64, 66.27, 63.19, 63.35, 64.79 p. 100 du poids frais, soit en moyenne 64.25 d'eau par 100 grammes de substance fraîche. Par conséquent, rapporté à la matière sèche, les mycéliums et appareils sporifères du *Rhizopus* après 3 jours de culture contiennent 0 mgr. 83 de phosphore lipoidique par gramme sec.

Enfin les cultures de *Bacille de la Fléole* ont fourni au

bout de 12 jours d'abondantes récoltes. Deux lots de Bacilles après passage sur papier filtre ont présenté des teneurs en eau s'élevant à 90.60 et à 91.13 p. 100 du poids frais, c'est-à-dire à 90.86 en moyenne. Les dosages du phosphore lipoïdique faits sur des lots de même provenance ont fourni les données suivantes :

Bacille de la Fléole

Poids frais utilisé en gr.	Phosphore lipoïdique en mgr.	Phosphore lipoïdique (mgr) par gr. frais	
4.627	0.76	0.164	} moyenne 0.143
6.022	1.02	0.169	
5.615	0.78	0.138	
6.096	0.78	0.127	
4.153	0.50	0.120	

Tenant compte de la richesse en eau, le calcul donne pour le Bacille de la Fléole une teneur de 1 mgr. 56 de phosphore lipoïdique par gramme sec de substance.

En résumé, nous avons trouvé par rapport au poids sec chez :

<i>Sterigmatocystis nigra</i> ...	0,073	p. 100 de phosphore lipoïdique
<i>Penicillium glaucum</i>	0,097	» » »
<i>Rhizopus nigricans</i>	0,083	» » »
<i>Bacille de la Fléole</i>	0,156	» » »

Le Bacille étudié est donc nettement plus riche en substances lipoïdiques phosphorées que les Moisissures.

Le tableau XLII contient toutes les données se rapportant aux dosages de phosphore lipoïdique sur Végétaux supérieurs verts.

TABLEAU XLII

Espèce	Poids frais moyen de l'unité en gr.	Quantité utilisée en gr.	Phosphore lipoidique en mgr.	Phosphore lipoidique. (mgr.) par gr. frais	Eau en p. 100	Phosphore lipoid. (mgr.) par gr. sec de substance
<i>Allium Porrum</i>	10	10	0.62	0.0620	90 p.100 environ	
»	11	11	0.67	0.0609		
»	15	15	0.80	0.0533		
»	20	20	1.37	0.0685		
»	53.5	30	2.11	0.0703		
»	91.0	30	2.19	0.0730		
<i>Phaseolus multiflorus</i> ..	7.15	15	0.86	0.0573	90.13	0.580
» ..	9.20	28.2	2.21	0.0782	90.43	0.818
<i>Vicia Faba</i>	16.8	42	2.47	0.0588	—	—
»	13.0	39	2.58	0.0661	91.10	0.744
<i>Lupinus albus</i>	2.04	11.25	1.40	0.1244	91.48	1.460

Ces données nous montrent que chez les espèces autotrophes étudiées la teneur en phosphore lipoidique est sensiblement la même, et qu'elle est rapportée au poids de la substance sèche, du même ordre que celle que nous avons observée dans les mycéliums de divers Champignons après trois jours de développement. La teneur est cependant un peu plus élevée dans les très jeunes germinations (*Lupinus*).

§ V. — RESPIRATION ET PHOSPHORE LIPOIDIQUE

L'intensité respiratoire des organismes végétaux est-elle gouvernée par leur richesse en phosphore lipoidique ? Pour s'en rendre compte il suffit de comparer la teneur des plantes en ce constituant et la valeur de leurs échanges gazeux ; ce que nous pouvons faire avec les données se rapportant aux échantillons sur lesquels nous venons de fournir les résultats de dosages et dont auparavant nous avons déterminé l'intensité respiratoire.

Nous n'avons pas établi la teneur en eau des individus d'*Allium Porrum* utilisés dans les dosages de phosphore lipoidique, mais d'après nos recherches antérieures nous pouvons admettre qu'elle est voisine de 90 p. 100 ; ce qui fait que, rapporté au gramme de substance sèche, le taux moyen en phosphore lipoidique de cette espèce est approximativement de 0 mgr. 646, et quant à l'intensité respiratoire correspondante elle est voisine de 2.8.

Chez *Phaseolus multiflorus*, dans un cas, à une teneur en phosphore lipoidique égale à 0,580 correspond une activité respiratoire de 3,43 ; dans l'autre cas, il y a par gramme sec de substance 0 mgr. 818 de phosphore lipoidique et 3 mgr. 56 de CO² dégagé par heure.

Chez *Vicia Faba*, nous notons 0 mgr. 744 de phosphore lipoidique pour 2 mgr. 42 de CO² dégagé, et chez *Lupinus albus* 1 mgr. 460 pour une intensité respiratoire égale à 3,44.

Ces chiffres montrent que s'il n'y a pas chez les Végétaux verts de corrélation absolue entre le phosphore lipoidique d'une part et la valeur des échanges gazeux d'autre part, les

différences dans le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{Phosphore lipoidique}}$ ne sont pas considérables, puisque le calcul de ce rapport donne : chez le Poireau 4,3, chez le Haricot 5,9 et 4,3, chez la Fève 3,2 et 2,3 chez les très jeunes Lupins.

Par contre, à côté de cela, 0 mgr. 73 de phosphore lipoidique correspondent chez le *Sterigmatocystis nigra* à un débit horaire, à 20°, de 14 mgr. 0 de CO², d'où :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{Phosphore lipoidique}} = 19,1.$$

CONCLUSIONS

Nos recherches sur les substances lipoïdiques phosphorées renfermées dans divers organismes végétaux nous ont fourni les résultats généraux suivants.

Dans les mycéliums de *Sterigmatocystis nigra*, après trois jours de développement à 32°, le taux en phosphore lipoïdique est égal à environ 0,073 p. 100 du poids sec. Cette teneur est voisine de celle trouvée chez le *Rhizopus nigricans* (0,083), chez le *Penicillium glaucum* (0,097) et chez un certain nombre de plantes vertes entières : *Vicia*, *Phaseolus*, *Allium*, mais elle est plus faible que celle du *Bacille de la Fléole* (0,156 p. 100).

Sans nier l'importance des phosphatides dans l'activité métabolique des végétaux, sans rejeter l'hypothèse d'une intervention directe du phosphore lipoïdique dans les manifestations vitales, les résultats de nos recherches ne nous permettent cependant pas de dire que, quantitativement, le phosphore des lécithides régit l'intensité respiratoire des plantes.

CHAPITRE IV

IMPORTANCE DE LA CONNAISSANCE DU RAPPORT DES COMPOSES PURIQUES AUX SUBSTANCES ALBUMI- NOIDES DANS L'ETUDE DU PHENOMENE RESPIRA- TOIRE CHEZ LES VEGETAUX.

§ I. — ETAT ACTUEL DE LA QUESTION ET OBJET DU TRAVAIL

Nous avons, au cours de précédents chapitres, montré le caractère arbitraire que présentent les unités de comparaison ordinairement utilisées pour exprimer la valeur des différentes formes de l'activité vitale des végétaux. Après avoir, avec d'autres physiologistes, constaté l'impossibilité, jusqu'à maintenant, de trouver un représentant qualifié de la substance vivante, nous avons été amené, à l'exemple de SCHAEFFER et de LE BRETON, à étudier, d'un point de vue indirect, les relations de la masse protoplasmique avec ses manifestations physiologiques.

Pour ces auteurs, l'élément représentatif valable de la matière vivante « doit être présent dans toutes les cellules et à tous les stades », de plus il « ne doit pas avoir d'histoire ontogénique » ; aussi voient-ils dans le noyau, à cause de sa constitution chimique où analytiquement rentre surtout l'acide nucléinique, un élément susceptible de nous renseigner sur la valeur de la masse active. L'acide nucléinique renfermé en très forte proportion dans le noyau pourra donc représenter la substance active, à la condition, comme le font remarquer SCHAEFFER et LE BRETON, que « ses variations quantitatives soient parallèles à celles de la masse active tout entière. » Partant de là ces physiologistes ont été conduits à étudier les rapports entre le noyau et le cytoplasme.

Or antérieurement à eux, de nombreuses observations morphologiques ont montré que le noyau et le cytoplasme forment un tout dans lequel les deux parties essentielles sont si intimement associées qu'on ne peut les séparer sans provoquer la mort de la cellule ; qu'en outre il y a entre les éléments cellulaires une dépendance qui se manifeste par des échanges entre les substances qui les constituent, si bien qu'il en résulte un équilibre fonctionnel caractéristique de l'évolution de la cellule.

C'est ainsi que BOVERI, lors d'expériences de fécondation faites sur œufs d'Echinodermes, a suivi la segmentation et, à la suite d'observations portant sur des cas anormaux, a conclu que la taille de la cellule était en rapport avec la masse chromatique du noyau. Admettant que la surface nucléaire est fonction de cette masse chromatique, il a formulé l'hypothèse que la grandeur de la cellule et celle du noyau étaient reliées par un rapport défini. Quelques années auparavant GERASSIMOFF était d'ailleurs arrivé à pareille conclusion à la suite d'observations sur les cellules de *Spirogyra*.

Les nombreuses recherches de HERTWIG ont ensuite nettement établi le rapport étroit qui, dans la cellule, relie le cytoplasme et le noyau, tant au point de vue des dimensions que des conditions simultanées de leur évolution. Ses mesures et celles de ses élèves, POPOFF et KOEHLER, pratiquées sur Infusoires, ont d'autre part permis à ces auteurs de fixer entre le volume nucléaire et le volume cytoplasmique une relation qu'ils ont désignée sous le nom de « relation nucléo-plasmatique », qu'ils expriment soit par le rapport $\frac{N}{P}$ soit par le

rapport inverse $\frac{P}{N}$ Cette relation, à certains moments de la croissance, s'est montrée constante et spécifique alors que dans d'autres périodes de la vie cellulaire elle subit des variations qui sont caractéristiques du fonctionnement de la cellule.

Cette notion de rapport nucléo-plasmatique a donné lieu dès qu'elle a été formulée, en dehors de nombreuses études

sur la segmentation, à d'importantes recherches notamment sur la synthèse et l'évolution des substances nucléaires.

Mais l'hypothèse d'HERTWIG permet d'envisager des problèmes autres que ceux se rapportant à la division des cellules et à la croissance des organismes. C'est qu'en effet, s'il y a un équilibre entre le noyau et le cytoplasme, les facteurs externes ou internes qui modifient l'équilibre des constituants cellulaires doivent influencer sur la valeur de la relation nucléoplasmatique et inversement les variations de cette relation peuvent nous renseigner sur l'activité physiologique de la cellule. Dès lors le problème s'est posé de savoir si les agents tels que par exemple la température, les différents états de nutrition par où passent les cellules ou les tissus au cours de leur vie, l'âge, etc..., ont une répercussion sur la grandeur du rapport nucléoplasmatique et conséquemment sur l'intensité des phénomènes vitaux en relation avec ce rapport.

Un certain nombre d'expériences entreprises sur Protozoaires ont mis en évidence le fait que la température agit sur la grandeur de la cellule : les cellules ont des dimensions plus considérables aux basses températures qu'à celles plus élevées et, dans ce cas, le rapport $\frac{N}{P}$ est plus élevé par suite

d'une hypertrophie du noyau consécutive à l'accroissement en volume de la cellule. Cette modification volumétrique entraîne d'ailleurs des changements dans les phénomènes de développement des organismes.

En ce qui concerne les autres manifestations vitales de la cellule comme étant sous la dépendance du rapport nucléoplasmatique, on ne possède, à l'heure actuelle, qu'assez peu d'observations. D'après ROBERTSON, l'activité oxydative cellulaire serait proportionnelle au rapport $\frac{N}{P}$, mais ce biologiste n'a pas apporté d'appui expérimental à cette hypothèse.

Comment déterminer exactement la relation $\frac{N}{P}$? Les mesures volumétriques sont bien difficiles et sujettes à caution.

D'autre part le volume du cytoplasme, comme celui du noyau, ne peut fournir l'expression exacte des substances actives qui y sont renfermées, car dans le protoplasme se trouvent des corps, sous forme fixe ou temporaire, qui ne sont que des produits de réserve ou d'excrétion, ils ne jouent donc pas un rôle agissant dans l'activité cellulaire tant qu'ils sont à cet état. On y trouve aussi de vacuoles qui sont d'autant plus grandes que la cellule est plus âgée, ce qui diminue par conséquent le volume réel du protoplasme. Il faut aussi tenir compte de l'eau d'imbibition dont la quantité peut varier.

A la conception morphologique du rapport $\frac{N}{P}$ qui est une relation de volume ou de surface entre les constituants cellulaires, SCHAEFFER et LE BRETON ont substitué une relation biochimique qui exprime le rapport de masse entre les substances nucléaires et les substances cytoplasmiques. Pour cela ils expriment la quantité de cytoplasme par la totalité des substances azotées et, à défaut d'une méthode permettant de doser l'acide nucléinique seul, le noyau par les bases puriques, celles-ci formant une partie des composés chimiques qui rentrent dans la molécule de l'acide nucléinique. Cette conception n'est évidemment pas la même que celle de HERTWIG et les auteurs de la relation nucléo-plasmatique ainsi définie ont eux-même indiqué cette différence. FAURÉ-FRÉMIET a de son côté souligné ce manque d'analogie et, en dehors de la notion de masse, a attiré l'attention sur les relations de surface entre le noyau et le cytoplasme.

En outre, il est évident, comme le font remarquer TERROINE et SZUCS, qu'on peut faire des objections à la représentation du volume de la cellule par la masse des protéiques et à celle du noyau par l'azote amino-purique. En particulier l'azote purique ne représente pas que l'acide nucléinique du noyau. Les recherches de EMBDEN et ZIMMERMANN ont en effet décelé la présence dans les tissus, notamment dans le muscle, d'acide inosique, d'acide adénylique et d'acide guanylique, et les très récents travaux de PARNAS ont montré que, quantitativement, dans le tissu musculaire l'azote amino-purique total

ne provenait qu'en infime proportion de l'acide nucléinique. il existe donc, au moins dans certains tissus très différenciés, des nucléotides et sans doute des nucléosides qui font que le rapport $\frac{\text{N amino-purique}}{\text{N protéique}}$ n'est pas le rapport nucléo-plasmatique réel.

Malgré cela, il résulte des études de TERROINE et de RITTER sur les tissus musculaire et hépatique de divers Homéothermes; qu'un tissu est caractérisé par une valeur fixe du rapport entre l'azote amino-purique et celui des protéines totales et qu'à cause de cela l'étude de ce rapport garde tout son intérêt.

D'ailleurs le procédé employé par SCHAEFFER et LE BRETON a déjà conduit ces physiologistes à de très intéressantes constatations entre le rapport des constituants cellulaires et l'activité métabolique des êtres vivants. En s'adressant à des animaux pris à différents stades de leur développement embryonnaire, ils ont montré que l'abaissement progressif et régulier du rapport nucléo-plasmatique était en corrélation avec les intensités manifestées dans l'accroissement pondéral.

Devant les résultats obtenus sur animaux, nous avons eu la préoccupation de rechercher, en dehors de toute étude morphologique, si la connaissance du rapport nucléo-plasmatique ainsi compris pourrait nous éclairer sur les manifestations d'activité respiratoire présentées par les organismes végétaux au cours de leur cycle vital.

Pendant son développement une plante présente-t-elle un rapport nucléo-plasmatique fixe ou variable ? Les variations de ce rapport, si elles existent, sont-elles en relation avec la valeur des échanges gazeux ? C'est à ces deux questions que nous efforcerons de répondre.

En dehors de son utilisation dans l'établissement du rapport nucléo-plasmatique, la seule connaissance du contenu amino-purique présente par elle-même un intérêt qui n'est pas négligeable. C'est qu'en effet, pour un certain nombre de physiologistes, LOEB, LILLIE, UNNA, WARBURG, le noyau joue un rôle capital dans les oxydations cellulaires. Si cette opinion est exacte et si le dosage des amino-purines donne une expres-

sion suffisamment approchée de la masse du noyau, il doit en résulter un certain parallélisme entre l'intensité du phénomène respiratoire et l'importance de la masse nucléaire ; à condition bien entendu que le noyau agisse par la quantité de substances nucléiques qu'il renferme et non pas, ce qui d'après les observations de WARBURG sur les processus oxydatifs au niveau de la couche périphérique du nucléus est fort possible, par sa seule surface.

TERROINE et SZUCS, dans une série de recherches entreprises parallèlement aux nôtres et dont les résultats viennent d'être publiés, ont fourni de nombreux renseignements sur la composition en azote amino-purique de certains microorganismes, *Sterigmatocystis nigra*, *Aspergillus oryzae*, *Penicillium glaucum*, divers Bacilles et Levures, et ils ont mis en évidence les variations que présente le rapport :

$$\frac{\text{N amino-purique}}{\text{N protéique}} \times 100$$

suivant les espèces. Dans les êtres qu'ils ont étudiés, ce rapport varie de 7 à 11. Ils attirent l'attention sur un certain nombre de faits qui semblent donner une grosse importance physiologique à leurs résultats expérimentaux.

Pour eux, la forte teneur en substances amino-puriques des microorganismes, la valeur élevée de leur rapport nucléoplasmatique comparativement à celle trouvée par TERROINE et RITTER dans le foie et le muscle des animaux supérieurs, sont à rapprocher des observations faites par CALLOW au sujet de l'importante activité respiratoire des Bactéries, et des résultats obtenus par TERROINE et ROCHE dans la mesure de la respiration « in vitro » des tissus d'animaux homéothermes. Ils suggèrent, comme devant apporter d'utiles renseignements, l'idée d'une comparaison entre la composition chimique des microorganismes et la valeur de leurs échanges respiratoires ; la constitution chimique étant basée sur la connaissance du rapport entre leurs composés puriques et leurs substances protéiques.

C'est pareille idée qui a été le point de départ des recherches que nous allons exposer.

§ II. — TECHNIQUE

CHOIX DU MATÉRIEL ET MÉTHODES DE DOSAGE. — Dans leurs recherches sur la relation nucléo-plasmatique, les biologistes se sont en général adressés à des êtres d'organisation simple, et lorsque SCHAEFFER et LE BRETON ont abordé la question chez les animaux supérieurs ils n'ont utilisé que des embryons. Pour diverses raisons d'ordre technique notre étude n'a encore porté que sur un organisme végétal inférieur, sans tissus différenciés, le *Sterigmatocystis nigra*, dont nous avons antérieurement étudié la respiration des mycéliums en fonction de la durée de séjour des cultures sur une quantité fixe de milieu nutritif. Nous avons déjà fourni aussi de nombreuses données sur la composition chimique de ce Champignon, notamment sur la richesse en substances protéiques à différentes périodes du développement et de l'inanition, si bien que l'établissement du rapport chimique cherché n'a nécessité que l'évaluation de l'azote amino-purique dans les différents mycéliums.

Cette forme d'azote a été dosée par la méthode de la double précipitation cuivrique telle qu'elle a été employée par SCHAEFFER et LE BRETON. Nous avons utilisé pour cela des quantités de mycéliums variant de 6 à 12 gr. en substance sèche.

§ III. — RESULTATS EXPERIMENTAUX

Les résultats de nos dosages figurent dans le tableau ci-après :

TABLEAU XLIII

Sterigmatocystis nigra.

Age des cultures	Poids sec des mycéliums en gr.	N amino-purique en gr.	N purique (gr.) par 100 gr. de mycélium sec
2 jours.....	8.232	0.04760	0.570
3 »	6.600	0.03224	0.485
5 »	12.330	0.03840	0.318
7 »	5.909	0.00826	0.120
9 »	13.257	0.00123	0.092
11 »	9.218	0.00046	0.050

§ IV. — INTERPRETATION DES RESULTATS ET CONCLUSIONS

On voit d'après nos chiffres que la teneur en azote amino-purique, rapportée au poids sec, va constamment en diminuant avec la durée de culture. Elle n'atteint plus après 11 jours que le dixième de la valeur qu'elle présentait 48 heures après l'ensemencement.

Ainsi donc, chez le *Sterigmatocystis nigra*, il y a diminution graduelle des composés puriques au cours de l'inanition. La chute du taux des amino-purines est particulièrement rapide après trois jours de culture, c'est-à-dire à partir du moment où se produit l'autolyse.

Y a-t-il une relation entre les variations constatées dans la teneur en azote amino-purique et l'intensité respiratoire de la Mucédinée ?

Si nous comparons les chiffres traduisant l'activité respiratoire du Champignon placé au bout d'un temps déterminé de culture sur un milieu assurant aux mycéliums un matériel respiratoire suffisant, et qui sont contenus dans le tableau XIX, avec les résultats de nos dosages, une remarque s'impose immédiatement : la richesse en bases puriques, comme la res-

piration est, chez le *Sterigmatocystis*, de moins en moins élevée à mesure que la culture vieillit. Mais tandis que l'intensité des échanges gazeux passe de 23,9 au début du troisième jour de séjour sur le milieu, à 1,4 à la fin du onzième jour, la teneur des mycéliums en azote amino-purique tombe, pendant le même temps de 0,570 à 0,050. Si donc on ne considère que les chiffres extrêmes obtenus dans nos mesures ils porteraient à conclure que la respiration baisse deux fois plus vite que le taux des substances nucléaires, en admettant que celles-ci fussent bien exprimées par la richesse en composés amino-puriques.

En faisant porter la comparaison sur les valeurs se rapportant aux mycéliums prélevés au bout de 3 et de 11 jours de culture, on voit que les intensités respiratoires sont entre elles comme les teneurs correspondantes d'azote purique. C'est là une constatation qui indiquerait qu'au cours de l'inanition il y aurait rapport direct entre la respiration et la masse nucléaire. Toutefois, dans les périodes intermédiaires à ces temps de séjour, notamment après 5 jours de culture, on ne trouve plus pareille concordance. Par conséquent, si l'on admet que les composés puriques n'appartiennent qu'au noyau, il résulte de nos données que ce seul élément ne peut par sa composition chimique ou sa masse régir l'activité métabolique de la cellule.

Etablissons maintenant le rapport $\frac{N \text{ amino-purique}}{N \text{ protéique}} \times 100$.

Dans le tableau XLIV sont réunies les données concernant les teneurs en azote protéique pour différents états des cultures ; ces chiffres représentent les moyennes établies à l'aide des résultats des dosages consignés dans le tableau XLI, nous les avons placés près de ceux se rapportant aux teneurs en azote

purique. A côté des valeurs du rapport $\frac{N \text{ purique}}{N \text{ protéique}}$ ont été reportées dans ce même tableau les intensités respiratoires correspondant aux différentes durées de culture.

TABLEAU XLIV

Sterigmatocystis nigra.

Temps de culture	N protéique (gr.) par gr. sec de substance (moyennes)	N purique (gr.) par gr. sec de mycélium	$\frac{N \text{ pur.}}{N \text{ prot.}} \times 100$	Intensité respiratoire
2 jours.....	0.0444	0.00570	12.8	23.9
3 »	0.0409	0.00485	11.8	14.0
5 »	0.0333	0.00318	9.5	5.7
7 »	0.0272	0.00120	4.4	3.0
9 »	0.0280	0.00092	3.2	2.1
11 »	0.0277	0.00050	1.8	1.4

La relation nucléo-plasmatique exprimée par le rapport de l'azote amino-purique à l'azote protéique total est donc à peu près la même pendant les trois premiers jours de culture ; sa valeur est alors voisine de 12. TERROINE et SZUCS ont signalé que ce rapport était chez la même *Mucédinée* situé autour de 10, dans un seul cas il a atteint 10,9. D'après eux, la valeur du rapport ne change pas jusqu'au huitième jour de séjour sur le milieu ; nous voyons que dans nos mesures le rapport nucléo-plasmatique baisse à partir du troisième jour.

Nous avons déjà fait remarquer, dans notre étude sur les variations du contenu protéique des mycéliums de *Sterigmatocystis nigra*, que le maintien de la teneur primitive en azote protéique jusqu'au huitième jour de culture signalé par les auteurs cités indiquait nettement que jusqu'à ce stade l'inanition ne se faisait pas sentir dans leurs cultures. C'est à pareille raison que nous attribuons les différences que nous venons de signaler entre nos chiffres et les leurs en ce qui concerne le rapport $\frac{N \text{ purique}}{N \text{ protéique}}$ aux premiers stades de développement de la Moisissure.

En inanition normale, TERROINE et SZUCS ont trouvé à

12 jours 4,0 et 2,1 comme valeurs de la relation nucléo-plasmatique. Le dernier chiffre est assez voisin de celui que nous avons obtenu après 11 jours de séjour au thermostat.

Ce qui prouve encore que dans les conditions opératoires de ces auteurs l'inanition n'était pas commencée au bout de 8 jours, c'est qu'en plaçant des mycéliums après 3 jours de développement normal sur un milieu sans azote ils ont vu le rapport tomber très rapidement, et 9 jours après cette opération, c'est-à-dire en somme après 12 jours d'existence, il n'était plus qu'égal à 1,9, donc tout à fait identique à celui que nous avons trouvé 11 jours après l'ensemencement.

Par conséquent on peut, à la suite des résultats de nos mesures et de leur comparaison avec ceux de TERROINE et SZUCS, dire qu'en période d'inanition le rapport :

$$\frac{\text{N amino-purique}}{\text{N protéique}} \times 100 \text{ baisse très rapidement.}$$

Mais nous ne distinguerons pas comme ces physiologistes trois phases dans les effets de l'inanition sur la composition chimique des mycéliums de *Sterigmatocystis nigra*. Après examen attentif des différentes données du tableau XLIV, nous dirons simplement, ce qui vient compléter les observations que nous avons déjà signalées sur l'évolution des substances azotées chez ce Champignon, qu'après un séjour de trois jours sur une quantité déterminée de milieu nutritif une culture de *Sterigmatocystis*, établie dans les conditions indiquées, entre en période d'inanition et d'autolyse caractérisée, non seulement par la baisse de poids, mais aussi par la diminution des constituants azotés à la fois dans le cytoplasme et dans le noyau.

Quant à la nature des substances azotées qui disparaissent ce sont, ou bien des matières de réserve, ou bien des produits de la désagrégation cellulaire. En tout cas l'existence de réserves azotées, comme nous l'avons déjà dit, ne peut se concevoir que tout à fait au début du développement et, si elles existent, elles s'épuisent certainement très rapidement.

A partir du troisième ou quatrième jour de culture — période qui correspond à la deuxième phase de TERROINE et

SZUCS — on constate une diminution sensible du contenu en azote protéique et en azote purique. L'abaissement du taux en constituants azotés se produit donc simultanément dans le protoplasme et dans le noyau, mais la richesse en substances protéiques cytoplasmiques ne change plus guère après 5 ou 7 jours de séjour sur le milieu tandis que les constituants nucléaires continuent à disparaître.

TERROINE et **SZUCS** ont aussi fait semblable constatation. Ils signalent que ce fait est en opposition avec les observations cytologiques et que par conséquent il n'y a pas de concordance entre les mesures d'ordre volumétrique et celles d'ordre chimique.

La disparition progressive des substances nucléaires au cours de l'autolyse du Champignon est à rapprocher des observations faites par **A. MAIGE** sur embryons de Haricot et sur tiges étiolées de Fève, où il a vu le volume des noyaux et des nucléoles diminuer au fur et à mesure que l'inanition se prolongeait.

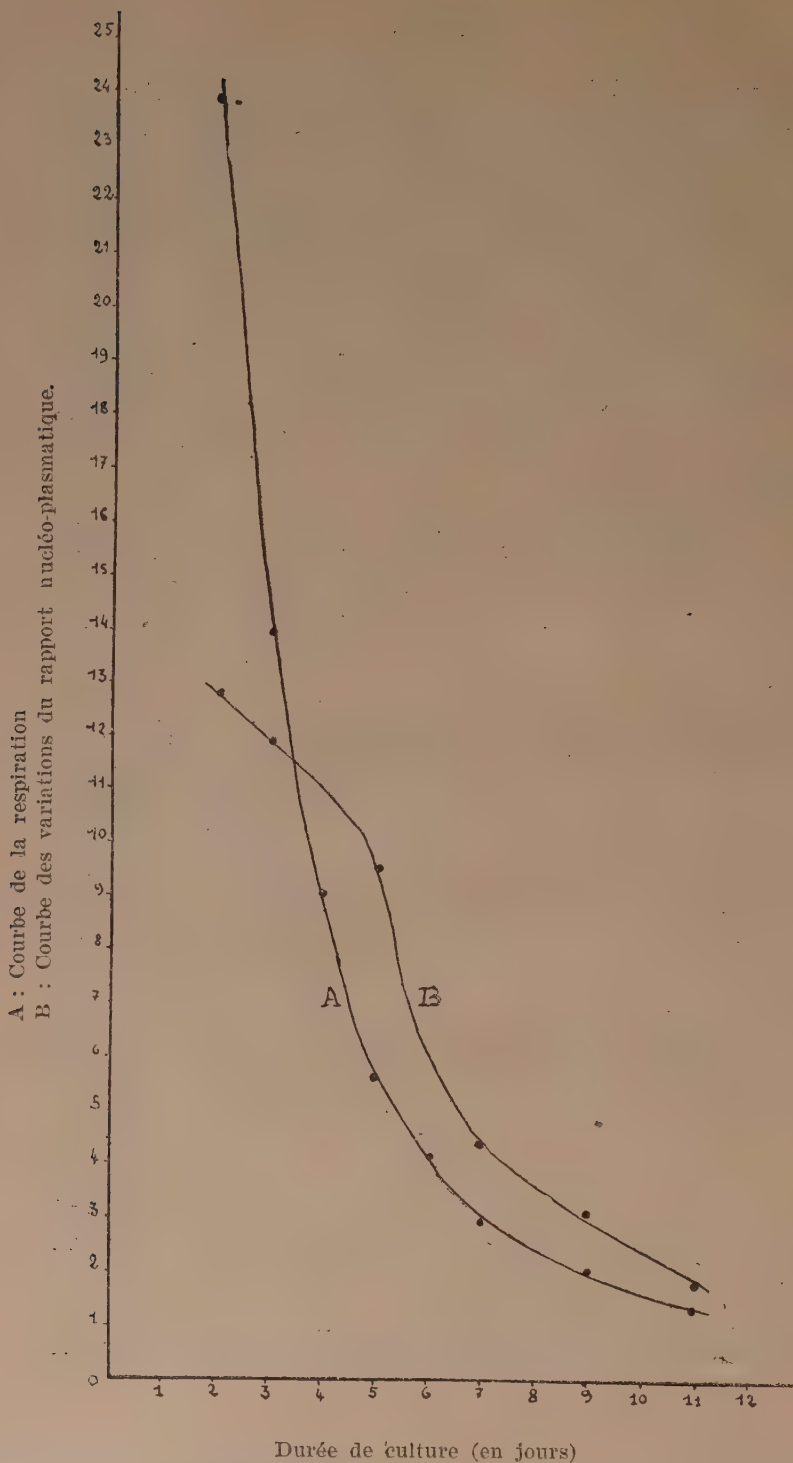
En dehors des autres interprétations que suggèrent les chiffres du tableau XLIV, leur examen fait très nettement ressortir qu'il existe chez les mycéliums de *Sterigmatocystis* pris à différents états de développement, en période d'inanition, un parallélisme frappant entre, d'une part les valeurs que prend le rapport nucléo-plasmatique, et d'autre part celles que présente la respiration. Parallélisme que mettent en évidence les deux courbes N° 7 construites avec ces données.

Tant qu'il y a croissance, ou au moins tant que la formation de cellules nouvelles compense la destruction partielle des filaments mycéliens, c'est-à-dire pendant les 3 ou 4 premiers jours de culture, on n'aperçoit pas de relation entre la

valeur des échanges gazeux et celle du rapport $\frac{N \text{ purique}}{N \text{ protéique}}$

tandis que pendant l'autolyse l'intensité respiratoire diminue dans les mêmes proportions que le rapport qui relie la masse du noyau à celle du protoplasme.

Cette très encourageante constatation appelle de nouvelles



N° 7. — Courbes comparatives de la respiration et des variations de la relation nucléo-plasmatique chez le *Sterigmatocystis nigra*.

recherches. Il serait particulièrement intéressant de voir si les observations morphologiques de MAIGE, ainsi que celles de MEYER et KIEHN portant sur les cellules de feuilles plus ou moins développées de plantes supérieures, sont en corrélation avec les manifestations physiologiques présentées par des organes semblables. Il conviendrait de s'assurer si les modifications de grosseur relative des éléments cellulaires entraînent des variations correspondantes dans l'activité des échanges gazeux.

La connaissance de l'indice nucléo-plasmatique, chimiquement établi, aux différents stades de développement des plantes autotrophes en partant des premiers jours de la germination, permettrait peut-être d'éclairer la question encore si obscure des relations entre la composition chimique des végétaux et l'intensité de leurs activités vitales.

Si les essais de détermination directe de la masse protoplasmique active n'ont pas été satisfaisants, il apparaît que la voie ouverte par l'étude de la relation nucléo-plasmatique pourra, dans le domaine de la Physiologie végétale, conduire à de fructueux résultats, surtout si cette étude est faite simultanément aux deux points de vue morphologique et biochimique.



CONCLUSIONS GÉNÉRALES

I

ACTION DE QUELQUES FACTEURS EXTERNES SUR LA RESPIRATION DES VÉGÉTAUX

I. — Au point de vue de l'influence des températures antérieurement subies, les organismes végétaux se rangent en deux catégories : les plantes et organes en état de végétation active qui n'ont pas leur respiration modifiée par un séjour préalable à des températures élevées ou basses compatibles avec la vie, et ceux qui étant en période de vie ralentie manifestent une grande sensibilité aux changements des conditions thermiques. Ainsi :

1°) L'action antérieure des températures extrêmes ne se fait pas sentir sur la respiration normale des germinations.

2°) Les tubercules et les bulbes exposés un certain temps à des températures voisines de 0° ou de 40° ont, après retour à une température moyenne, leur respiration fortement augmentée. L'excitation se manifeste encore quelques jours après le séjour à un degré thermique extrême.

3°) Pendant la période de repos hivernal, l'intensité normale des échanges gazeux des organes foliaires des plantes de pleine terre est temporairement modifiée par les périodes de gelées : chez les feuilles âgées toute vague de froid est suivie d'une augmentation sensible de la respiration, l'augmentation étant d'autant plus forte que le froid a été plus vif ; les légères gelées diminuent l'activité respiratoire des organes foliaires jeunes, les froids intenses l'augmentent mais d'une façon moins prononcée que celle des feuilles adultes. Dans tous les cas l'intensité des échanges gazeux tend à redevenir normale lors-

que la température du milieu ambiant se maintient au-dessus de 0°.

4°) En été, après les vagues de chaleur intense, on constate un abaissement considérable de la respiration des plantes annuelles, mais cette manifestation n'est peut-être que le résultat de l'intervention d'un certain nombre de facteurs dont l'action se superpose à celle de la température.

II. — D'expériences faites sur mycéliums de *Sterigmato-cystis nigra*, sur plantes aquatiques et sur bulbes d'Oignon, il résulte que :

1°) l'accroissement de la respiration en fonction de la température n'obéit pas à la règle de VANT' HOFF.

2°) L'intensité des échanges gazeux croît avec la température jusqu'à un maximum qui est atteint à un degré thermique variable avec l'espèce (37° environ pour le *Sterigmatocystis*, 41° pour les bulbes d'Oignon), après elle décroît tant qu'une action nocive de la chaleur ne se fait pas sentir.

III. — La teneur en oxygène de l'eau n'influe pas en général sur la respiration des plantes aquatiques. Ce n'est que lorsque la concentration en oxygène est très élevée ou presque nulle que de faibles variations apparaissent dans l'émission du gaz carbonique.

IV. — L'activité respiratoire d'une Moisissure n'est aucunement modifiée par les variations de la richesse en oxygène du milieu ambiant. Le *Sterigmatocystis nigra* respire aussi normalement dans l'oxygène pur que dans l'air ordinaire.

II

INFLUENCE DES FACTEURS MORPHOLOGIQUES SUR LA RESPIRATION DES PLANTES

I. — Chez les plantes dioïques, le sexe ne manifeste pas d'influence sur la valeur des échanges gazeux.

II. — L'intensité respiratoire des mycéliums de cultures de *Sterigmatocystis nigra* diminue graduellement et très fortement au fur et à mesure que le séjour sur le milieu nutritif primitif se prolonge. Elle est 8 à 11 fois plus faible après 9 jours de culture que 2 jours après l'ensemencement.

Les échanges gazeux sont diminués environ de moitié quand le Champignon est mis à respirer sur un milieu dépourvu d'azote et de glucides.

III. — Rapportée au poids, la respiration des feuilles persistantes ou caduques diminue toujours avec l'âge.

IV. — Dans les plantes annuelles prises en totalité, on constate au cours du cycle vital complet, par rapport à la masse, un abaissement de l'activité respiratoire.

V. — Il n'y a pas de maximum dans l'intensité respiratoire au moment de la floraison.

VI. — Dans une espèce végétale déterminée, qu'elle soit phanérogamique ou cryptogamique, pour un même stade de développement, on observe d'un individu à l'autre, en rapportant au poids, des fluctuations assez importantes dans la valeur des échanges gazeux.

VII. — Les différences de poids entre individus de même âge ne régissent pas leur activité respiratoire. Il n'y a pas de « loi des tailles ».

VIII. — La surface externe bien que pouvant agir sur les échanges gazeux des plantes ne détermine pas leur intensité. La surface n'est pas une meilleure unité de comparaison que le poids pour exprimer l'activité métabolique des plantes. On ne peut songer à établir chez les végétaux une « loi des surfaces ».

III

CONSTITUTION CHIMIQUE ET RESPIRATION

I. — Les feuilles des arbres et arbustes indigènes subissent des variations nycthémerales de teneur en eau. En été, le minimum dans l'hydratation se manifeste vers 15 h., le maximum

se produit entre 5 h. et 9 h.

Ces variations, ainsi que les différences dans le contenu aqueux qui se produisent naturellement dans tous les organes végétaux, n'ont pas toujours une répercussion directe sur l'activité respiratoire.

II. — La masse active protoplasmique ne peut être définie chez tous les végétaux par la teneur en substances protéiques totales. Cependant chez les plantes supérieures la masse des protéines paraît être un meilleur représentant de la substance vivante que le poids brut.

III. — Les diverses Moisissures étudiées ont présenté une teneur en phosphore lipœdique voisine de celle des plantes supérieures. Chez le Bacille de la Fléole la richesse en ce constituant est un peu plus élevée.

IV. — Quantitativement, le phosphore des phosphatides ne gouverne pas la respiration des végétaux.

V. — La masse nucléaire, représentée par ses bases puriques, ne régit pas, à elle seule, l'activité respiratoire des cellules.

VI. — En période d'autolyse, il y a, chez le *Sterigmato-cystis nigra*, un parallélisme remarquable entre la valeur de la relation nucléo-plasmatique chimiquement définie et l'intensité respiratoire.

BIBLIOGRAPHIE

- AMM. A. — Untersuchungen über die intramolekulare Athmung der Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Botan.*, 1893, 25, 1-38.
- AMSTEL J. et VAN ITERSSEN G. — The temperature optimum of physiological processes. I et II. *Proc. Roy. Acad. Amsterdam*, 1910, 43, 227 et 598.
- ANDRÉ G. — Chimie agricole. Chimie végétale. 3^e édition. Baillière, Paris, 1924.
- AUBERT E. — Recherches sur l'assimilation et la respiration des plantes grasses. *Rev. Gén. Bot.*, 1892, 4, 203.
- BENEDICT F. G. — Factors affecting basal metabolism. *Journ. of biol. Chem.*, 1915, 29, 255-300.
- BERT P. — Leçons sur la physiologie comparée de la respiration. 1870.
- BEULAYGUE L. — Méthode de dosage de matières protéiques végétales. *C. R. Ac. Sc.*, 1904, 138, 701.
- BÉZAGU M. — Variations de la respiration des cellules de la feuille avec l'âge. *C. R. Ac. Sc.*, 1919, 169, 701.
- BLACKMAN F. F. — Experimental Researches on vegetale Assimilation and Respiration. *Philos. Trans. of the Roy. Soc. of London*, B, 1895, 186.
- Optima and limiting factors. *Ann. of Bot.*, 1905, 19, 281-295.
- BLANC L. — Influence des variations brusques de température sur la respiration des plantes. *C. R. Ac. Sc.*, 1912, 155, 60.
- Recherches expérimentales sur l'influence des variations de température sur la respiration des plantes. *Rev. Gén. Bot.*, 1916, 28, 65-79.
- BOER DE. — Respiration of Phycomyces. *Rec. Trav. Bot. Neerland.*, 1929, 25, 117-240.
- BOHN G. et DRZEWINA A. — La Chimie et la Vie. *Biblio. Philo. Scient.* Paris, 1920.
- BONNET R. — L'évolution de l'azote au cours de la germination. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1929, 11, 1025-1061.
- BONNIER G. et MANGIN L. — Recherches sur la respiration et la transpiration des champignons. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 6^e sér., 1884, 17, 210-305.
- Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 6^e sér., 1884, 18, 293-381.
- Recherches sur la respiration des feuilles à l'obscurité. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 6^e sér., 1884, 19, 217-255.

- Recherches sur les variations de la respiration avec le développement des plantes. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 7^e sér., 1885, 2, 315-364.
- BORODIN J. — Vorläufige Mitteilungen über die Atmung in reinen Sauerstoffgass. 1879, in *Bot. Zeitung*. 1881, 39, 127.
- BOUILLENNE-WALRAND M. et R. — Contribution à l'étude de la respiration en fonction de l'hydratation. Echanges respiratoires dans les racines tubérisées de *Brassica Napus* L. *Ann. Physiol. et Physicochim. biol.*, 1926, 2, 426-467.
- BOVERI TH. — Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. *Zellenstudien*, H. 5, Fischer, Iena, 1905.
- CAHOURS. — Recherches sur la respiration des fleurs. *C. R. Ac. Sc.*, 1864, 58, 1206.
- CALLOW A. B. — The oxygen uptake of bacteria. *Bioch. Journ.*, 1924, 18, 507-518.
- CERIGHELLI R. — Recherches physiologiques sur la respiration de la racine. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 1921, 2, 1-210.
- CLARK A. W. — Seasonal variation in water-content and in transpiration of leaves of *Fagus americana*, *Hamamelis virginica* and *Quercus alba*. *Contrib. f. Bot. Lab. Univ. Pennsylv.*, 1916, 4, 43-105.
- CLAUSEN. — Beiträge zur Kenntnis der Atmung der Gewächse und des pflanzlichen Stoffwechsels. *Landw. Jahrb.*, 1890, 19, 894.
- COMBES R. — La vie de la cellule végétale. Paris, Colin, 1927, 1-216.
- CORENWINDER B. — Recherches sur la composition chimique et les fonctions des feuilles des végétaux. *Ann. Chim. et Phys.*, 1878, 14.
- CURTEL G. — Recherches physiologiques sur la fleur. Paris, 1899.
- DETMER W. — *Landw. Jahrb.*, 1882, 11, 229.
- EMBDEN et ZIMMERMANN. — Das Vorkommen der Adenylsäure in der Skelett-Muskulatur. *Zeit. f. allg. Physiol.*, 1902, 1, 220-258.
- Ueber die Grösse des Zellkerns. *Beih. z. Botan. Centralbl.*, 1904, 18, 45-69.
- EMMERLING. — *Landw. Versuchs. Stat.*, 1880, 34, 113.
- FAUCONPRET F. DE. — Recherches sur la respiration des végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, 1864, 58, 334.
- FAURÉ-FRÉMIET E. — La cinétique du développement. *Presses Universitaires*, Paris, 1925.
- FERNANDES D. S. — Aerobe und anaerobe Athmung bei Keimlingen von *Pisum sativum*. *Rec. Trav. Bot. Neerland.*, 1923, 20, 107-256.

- FLEROFF A. — Einfluss der Nahrung auf die Athmung der Pilze. *Botan. Centralbl.*, 1900, 79, 282-287.
- GALLAGHER P. H. — Mechanism of oxydation in the plant. *Bioch. Journ.*, 1923, 17, 515-529.
- GARREAU M. — De la respiration des plantes. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 3^e sér., 1851, 15, 6-36.
- Nouvelles recherches sur la respiration des plantes. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 3^e sér., 1851, 16, 271-292.
- GAUCHERY P. — Contribution à l'étude de la respiration des Bactériacées. *Rev. Gén. Bot.*, 1906, 18, 433.
- GERASSIMOFF J. J. — Die Abhängigkeit der Grösse der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. *Zeit. f. allg. Physiol.* 1902, 1, 220-258.
- Ueber die Grösse des Zellkerns. *Beih. z. Bot. Centralbl.*, 1904, 18, 45-69.
- GODLEWSKI E. — Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenathmung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1882, 13, 491-543.
- HAFENRICHTER A. L. — Respiration of the Soy-Bean. *Bot. Gaz.*, 1928, 85, 271-298.
- HARDER R. — Beiträge zur Kenntniss des Gaswechsels der Meersalgen. *Jahr. f. wiss. Botan.*, 1915, 56, 254-298.
- HARRIS A. J. et BENEDICT F. G. — A biometric study of basal metabolism in man. *Carnegie Inst. of Washington*, 1919, N^o 279.
- HÉE A. — L'intensité respiratoire des végétaux obéit-elle à la loi des surfaces ? *C. R. Ac. Sc.*, 1924, 178, 589.
- Intensité de la respiration chez les végétaux et loi des tailles. *C. R. Ac. Sc.*, 1924, 178, 1570.
- Variations de l'intensité des échanges gazeux au cours du développement du *Sterigmatocystis nigra*. *Bull. Soc. Biol.*, 1927, 9, 802-824.
- HÉE A. et BONNET R. — Influence de la teneur en oxygène du milieu sur l'intensité respiratoire des animaux poikilothermes et des végétaux. *Archiv. Intern. de Physiol.*, 1925, 25, 279-290.
- Influence de la teneur en oxygène sur la respiration des plantes submergées. *C. R. Ac. Sc.*, 1925, 180, 457.
- HERTWIG R. — Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. *Sitzungsber d. Gesell. f. Morph. u. Physiol.*, 1902-1903, 18, 77-100.
- Ueber Korrelation von Zell und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. *Biol. Centralbl.*, 1903, 23, 49-62 et 108-119.
- HOESSLIN H. VON. — Ueber die Ursache der scheinbaren Abhängigkeit des Umsatzes von der Grösse der Körpersoberfläche. *Archiv. f. Anat. u. Physiol.*, 1888, 323-379.
- HOFFMANN J. — Die Abhängigkeit der Pflanzenathmung von der Oberflächengrösse. *Journ. f. Landwirtsch.*, 1916, 64, 289-300.

- HOOVER J. M. et GUSTAFSON F. G. — Rate of respiration as related to age. *Journ. Gen. Physiol.*, 1926, 10, 33-39.
- ILJIN W. S. — Einfluss des Welkens auf die Athmung der Pflanzen. *Flora NF*, 1923, 16, 379-403.
- JACOBSEN J. P. — Dosage de l'oxygène dans l'eau de mer par la méthode de WINKLER. *Bull. Inst. Océanogr.*, 1921, N° 390.
- JACQUOT R. et MAYER A. — Hydratation et respiration des graines. *Ann. Physiol. et Physicoch. biol.*, 1926, 2, 408-424.
- JOHANNSEN W. — Ueber den Einfluss hoher Sauerstoffspannung auf die Kohlensäureausscheidung einiger Keimpflanzen. *Untersuch. aus dem Botan. Inst. z. Tübingen*, 1885, 1, 686-717.
- JOHNSTONE G. R. — Effect of wounding on respiration and exchanges of gases. *Bot. Gaz.*, 1925, 79, 339.
- JÖNNSSON B. — Recherches sur la respiration et l'assimilation des Muscinées. *C. R. Ac. Sc.*, 1894, 119, 440.
- JUMELLE H. — Recherches physiologiques sur les Lichens. *Rev. Gén. Bot.*, 1892, 4, 49.
— Recherches physiologiques sur le développement des plantes annuelles. *Rev. Gén. Bot.*, 1899, 4, 101.
- KIDD F., WEST G. et BRIGGS G. E. — A quantitative analysis of the growth of *Helianthus annuus*. Part I : The respiration of the plant and of its parts throughout the life cycle. *Proc. Roy. Soc. London, B*, 1921, 92, 368-384.
- KNAUTHE K. — Zur Kenntniss der Stoffwechsels der Fische. *Pflug. Archiv.*, 1898, 73, 490-500.
- KNIEP H. — Ueber Assimilation und Athmung der Meeresalgen. *Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, 1914, 7, 1-38.
- KNIGHT R. — Further observations on the transpiration, stomata-leaf, water-content and wilting of plants. *Ann. of Bot.*, 1922, 36, 361-383.
- KOEHLER O. — Ueber die Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur und vom Reifezustand der Eier. *Archiv. f. Zellforsch.* 1912, 8, 272.
- KOLLWITZ R. — Beiträge zur Biologie der Floriden. *Wiss. Meeresunt.* N F, 1900, 4, Abt. Helgoland.
— Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Athmung der niederen Pilze. *Jahrb. f. wiss. Botan.*, 1899, 33, 128-165.
- KOSINSKI L. — Die Athmung bei Hungerzuständen und unter Einwirkung von mechanischen und chemischen Reizmitteln bei *Aspergillus niger*. *Jahrb. f. wiss. Botan.*, 1902, 37, 137-204.
- KOSTYTSCHEW S. — Ueber die normale und die anaerobe Athmung bei Abwesenheit von Zucker. *Jahr. f. wiss. Botan.*, 1904, 40, 563-592.
— Pflanzenathmung, Springer, Berlin, 1924.

- KRASSNOSSELSKAIA-MAXIMOWA T. A. — Variations journalières de la teneur en eau des feuilles (en russe). *Trav. Jard. Bot. Tiflis*, 1917, 19, 1-22.
- KREUSLER U. — Beobachtungen über die Kohlensäure Aufnahme und Aufgabe der Pflanzen. *Landw. Jahrb.*, 1887, 16, 746.
- KROGH A. — Ein Mikrorespirationsapparat. *Bioch. Zeitschr.*, 1914, 62, 266-279.
- The respiratory exchange of animals and man. *Monogr. on Biochem.* New-York and London, Longmans, Green and Co, 1916.
- KUYPER J. — The influence of temperature on the respiration of the higher plants. *Konink. Akad. van Wetensch. t. Amsterdam. Meeting of 1909*, 219-227.
- Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Athmung der höheren Pflanzen. *Rev. Trav. Botan. Neerland.*, 1910, 7, 1-109.
- KYLIN H. — Einige Versuche über die Atmung der Meeressalgen. *Arkiv. f. Botan.* 1911, 11, 1-14.
- LAMBERT R. et TESSIER G. — Théorie de la similitude biologique. *Ann. Physiol. et Physicoch. biol.*, 1927, 3, 212-246.
- LAPICQUE L. — Echanges nutritifs des animaux en fonction du poids corporel. *C. R. Ac. Sc.*, 1921, 172, 1526.
- LAVOISIER et SÉGUIN. — Second mémoire sur la respiration des animaux. *Ann. de Chim.*, 21, 318.
- LE BRETON E. — Recherches sur la notion de « masse protoplasmique active ». I. Problèmes posés par la signification de la loi des surfaces. *Ann. Physiol. et Physicoch. biol.*, 1926, 2, 605-645.
- LEFÈVRE J. — Chaleur animale et bioénergétique. Paris, Masson, 1911.
- LEMELAND P. — Recherches chimiques et physiologiques sur les matières grasses et les lipoides du sang. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1921, 3, 134-169.
- Recherches sur le dosage des lipoides dans le sang et dans les tissus. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1923, 5, 110-124.
- LILLIE. — On the oxydative properties of the cell-nucleus. *Amer. Journ. Phys.*, 1902, 7.
- LIVINGSTONE B. et BROWN W. — Relation of the daily march of transpiration to variations in the water-content of foliage leaves. *Bot. Gaz.*, 1912, 53, 309-330.
- LUND J. F. — Einfluss des Welkens auf die Athmung der Pflanzen. *Flora N. F.*, 1923, 16, 379-403.
- LUNDGARTH H. — Der Temperaturfaktor bei Kohlensäure Assimilation und Atmung. *Bioch. Ztschr.*, 1924, 154, 195-234.
- MAIGE A. — Sur les variations de l'intensité respiratoire et de la substance sèche de la fleur au cours de son développement. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1906, 53, session extraord. en Oranie, p. XLVIII.

- Recherches sur la respiration de la fleur. *Rev. Gén. Bot.*, 1907, 19, 8-28.
- Note sur la respiration des organes reproducteurs des champignons. *Bull. Soc. Hist. Natur. Afrique du Nord*, 1910, 1, 29-31.
- Influence de la température sur la décroissance par inanition du noyau chez le Haricot. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, 88, 97-99.
- Croissance du noyau aux diverses températures en présence du sucre chez le Haricot. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, 88, 530-533.
- Variations du noyau pendant la digestion de l'amidon à diverses températures. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, 88, 1149-1152.
- MAIGE G. — Recherches sur la respiration de l'étamine et du pistil. *Rev. Gén. Bot.*, 1909, 21, 32-38.
- Recherches sur la respiration des différentes pièces florales. *Ann. Sc. Natur. Bot.*, 9^e série, 1911, 14, 1-62.
- MATISSE G. — Action de la chaleur et du froid sur l'activité motrice des êtres vivants. Paris, 1919.
- La loi d'ARRHENIUS contre la règle du coefficient de température. *Archiv. Intern. Physiol.*, 1921, 16, 461-466.
- MATTHAEI G. L. — Experimental researches on vegetale assimilation and respiration. III. On the effect of temperature on carbon dioxide assimilation. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B, 1909, 197, 47-105.
- MAXIMOW N. A. et KRASSNOSSELSKY-MAXIMOW T. A. — Wilting of plants in its connection with drought resistance. *Journ. of Ecology*, 1924, 12, 95-110.
- MAYER A. — Ueber den Verlauf der Athmung beim keimenden Weizen. *Landw. Versuchsstat.*, 1875, 18.
- Die Abhängigkeit der Pflanzenatmung von der Temperatur. *Landw. Versuchsstat.*, 1876, 19, 340-349.
- Ueber die Athmungsintensität von Schattenpflanzen. *Landw. Versuchsstat.*, 1892, 40, 203-216.
- MAYER A. et PLANTEFOL L. — Hydratation et respiration chez les Mousses. *Ann. Physiol. et Physicoch. biol.*, 1925, 1, 238.
- MAYER A. et SCHAEFFER G. — Recherches sur la teneur des tissus en lipoides. *Journ. Physiol. et Pathol. Gén.*, 1913, 15, 511-524, 773-788, 984-998.
- Recherches sur les variations des équilibres cellulaires. Teneur des tissus en lipoides au cours de l'inanition absolue. *Journ. de Physiol. et Pathol. Gén.*, 1914, 16, 203.
- MEYER et KIEHN. — Cités d'après COMBES.
- MINA I. D. et BUTOWSKI A. P. — Diminution of water in the leaves of some cultivated plants. *Bull. Var. a. Seed. Selection Div. Sugar Trust*, 1923, 6, 7-19.

- MOLLIARD M. — Remarques physiologiques relatives au déterminisme des galles. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1910, 57, 24.
- Recherches physiologiques sur les galles. *Rev. Gén. Bot.*, 1913, 25, 290.
- Nutrition de la plante (***) . Utilisation des substances ternaires. Douin, Paris, 1923.
- MONTUORI A. — Les processus oxydatifs chez les animaux marins en rapport avec la loi de superficie. *Archiv. Ital. Biol.*, 1913, 59, 213-234.
- MULLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI. — Beiträge zur Kenntniss der Lebensvorgänge in ruhenden Pflanzenteilen. I. Ueber den Einfluss des Vorerwärmens und einiger anderer Faktoren. *Flora*, 1910, 141, 309-372.
- NATHANSON. — *Jahrb. f. wiss. Botan.* 1903, 38 et 39.
- NICOLAS G. — Recherches sur la respiration des organes végétatifs des plantes vasculaires. *Ann. Sc. Natur. Bot.*, 9^e sér., 1909, 40, 1-113.
- Sur les variations de la respiration des végétaux avec l'âge. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 1910, 4, 109-112.
- Contribution à l'étude des variations de la respiration des végétaux avec l'âge. *Rev. Gén. Bot.*, 1918, 30, 209-225.
- OVERTON E. — Studien über die Narkose, Iena, 1901, 1-51.
- PALITZSCH. — *C. R. Lab. Carlsberg*, 1916, 44, 199.
- PALLADINE W. — Recherches sur la respiration des feuilles vertes et des feuilles étiolées. *Rev. Gén. Bot.*, 1893, 5, 449-473.
- Recherches sur la corrélation entre la respiration des plantes et les substances azotées actives. *Rev. Gén. Bot.*, 1896, 8, 225-248.
- Influence de la lumière sur la formation des matières protéiques actives et sur l'énergie de la respiration des parties vertes des végétaux. *Rev. Gén. Bot.*, 1899, 11, 81-105.
- Influence des changements de température sur la respiration des plantes. *Rev. Gén. Bot.*, 1899, 11, 241-257.
- Physiologie des plantes (Traduction Karsatoff). Paris, 1902.
- Zur Physiologie der Lipoide. *Ber. d. deutsch. Botan. Gesellsch.*, 1910, 28, 120-125.
- On the role played by water in the process of alcoholic fermentation and of respiration of plants. *Rec. articles dédiés au Prof. Timiriazeff*, 1916, 1-34.
- PALLADINE W. et STANEWITSCH E. — Die Abhängigkeit der Pflanzenatmung von den Lipoiden. *Bioch. Zeitsch.*, 1910, 26, 351-369.

- PARNAS J. K. — Ueber die Ammoniakbildung in Muskel und ihren Zusammenhang mit Funktion und Zustandsänderung. VI. Der Zusammenhang der Ammoniakbildung mit der Umwandlung des Adeninucleotids zu Inosinsäure. *Bioch. Zeitschr.*, 1929, 206, 16-36.
- PFEFFER W. — Physiologie végétale (traduct. Friedel). Paris, 1905.
- PLANTEFOL L. — Etude biologique de l'*Hypnum triquetrum*. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 10^e sér., 1927, 8, 1-269.
- POPOFF M. — Experimentelle Studien über die Zellgrösse, ihre Fixierung und Vererbung. *Archiv. f. Zellforsch.*, 1909, 3, 124-180.
- POURIEWITSCH K. — Physiologische Untersuchungen über Pflanzenathmung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1900, 35, 573-610.
— Influence de la température sur la respiration des plantes. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 9^e sér., 1905, 1, 1-32.
- PROWAZECK. — Zur Morphologie und Biologie von *Colpidium Colpoda*. *Archiv. f. Protist.*, 1915, 36, 72.
- PUTTER A. — Aktive Oberfläche und Organfunktion. *Zeits. f. allg. Physiol.*, 1911, 12, 125-214.
- RAULIN J. — Etudes chimiques sur la végétation. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 5^e sér., 1869, 11, 93-299.
- REGNAULT V. et REISET J. — Recherches chimiques sur la respiration des animaux. *Ann. Chim. et Phys.*, 1849, 26.
- RICHARDS H. M. — The respiration of wounded plants. *Ann. of Bot.*, 1896, 10, 531-582.
- RISCHAWI L. — Einige Versuche über die Athmung der Pflanzen. *Landw. Versuchsstat.*, 1876, 19, 321-340.
- ROBERTSON. — The chemical basis of growth and senescence. Philadelphia, 1923, 193.
- RUBNER M. — Die Ernährungsphysiologie der Hefezelle bei alkoholischen Gährung. IV. Teil: Das Verhältnis des Kraft und Stoffwechsels der Hefe zu anderen Organismen; 225-266. *Archiv. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abteil.*, 1912, Suppl. Bd. 1-392.
- SAUSSURE TH. DE. — Recherches chimiques sur la végétation, 1804, Paris.
— De l'action des fleurs sur l'air et de leur chaleur propre. *Ann. Chim. et Phys.*, 1822, 21.
- SCHAEFFER et LE BRETON E. — Variations biochimiques du rapport nucléo-plasmatique au cours du développement embryonnaire. Paris, Masson, 1923.
- SCHNEIDER-ORELLI O. — Versuche über Wundreiz und Wundverschluss an Pflanzenorganen. *Centralbl. Bakt.* II; 1911, 30, 420-429.
- SCHULTZ K. G. — Vergleichende Untersuchungen über Atmungsvorgänge bei verschiedenen Kartoffelsorten. *Land. Versuchs-St.*; 1927, 105, 23.
- SCHULZE E. — Ueber den Umsatz der Eiweissstoffe in der lebenden Pflanze. *Zeit. physiol. Chem.*; 1900, 30, 241-312.

- SMITH A. M. — The respiration of partly-dried plant organs. *Brit. Ass. Rep.* (Meeting 1915) ; 1916, 25, 725.
- SPOEHR H. A. et MAC GEE J. M. — Studies in plant respiration and photo-synthesis. *Carnegie Inst. of Washington Public.* ; 1923, N° 325, 1-98.
- STARK O. K. — The protein metabolism of the Soy-Bean. *Amer. Journ. of Bot.* ; 1927, 14, 523-547.
- STICH C. — Die Athmung der Pflanzen bei vermindeter Sauerstoffspannung und bei Verletzungen. *Flora*, 1891, 74, 1-57.
- TAMIYA H. — Studien über die Stoffwechselphysiologie von *Aspergillus oryzae*. II et III. *Acta Phytochimica* ; 1928, 4, 77-213 et 227-295.
- TERROINE E. F. in TERROINE et ZUNZ. — Le métabolisme de base ; 1925, *Presses Universitaires*. Paris.
- TERROINE E. F., BONNET R. et HÉE A. — Rendement énergétique dans le développement de divers organismes végétaux en fonction de la teneur en oxygène du milieu ambiant. *C. R. Ac. Sc.* ; 1925, 181, 685.
- TERROINE E. E., TRAUTMANN S., BONNET R. et HÉE A. — L'énergie de croissance. VI. Les rendements énergétiques dans le développement des microorganismes et dans la germination en fonction de la concentration des aliments et de l'oxygène et le problème de la consommation de luxe. *Bull. Soc. Chim. biol.* ; 1926, 8, 584-603.
- TERROINE E. F. et RITTER C. — Le métabolisme de base est-il une fonction de la masse active représentée par les substances nucléiniques ? *Ann. Physiol. et Physicoch. biol.* ; 1927, 4, 575-587.
- TERROINE E. F. et ROCHE J. — La respiration des tissus. 1) Production calorique des Homéothermes et intensité de la respiration in vitro des tissus homologues. *Archiv. Intern. Physiol.* ; 1925, 24, 356-399.
- TERROINE E. F. et SZUCS FR. — Le rapport des corps puriques aux protides chez les microorganismes. *Ann. Physiol. et Physicoch. biol.* ; 1930, 6, 129-149.
- Influence de la température sur le taux des protides et des corps puriques chez les microorganismes. *Ann. Physiol. et Physicoch. biol.* ; 1930, 6, 150-156.
- Influence de l'inanition (inanition complète et inanition azotée) sur le taux des protides et des corps puriques chez les microorganismes. *Ann. Physiol. et Physicoch. biol.* ; 1930, 6, 157-177.
- TERROINE E. F., WURMSER R. et MONTANÉ J. — Influence de la constitution des milieux nutritifs sur la composition de l'*Aspergillus niger*. *Bull. Soc. Chim. biol.* ; 1922, 4, 623-643.
- TESSIER G. — La grandeur du métabolisme en fonction de la taille. Etude de biométrie théorique. *Ann. Physiol. et Physicoch. biol.*, 1928, 4, 1-26.

- THUNBERG T. — Der Gasaustausch einiger niederer Tiere in seiner Abhängigkeit vom Sauerstoffpartiardruck. *Skandin. Arch. f. Phys.*, 1905, 47, 133-195.
- TSCHERNIAJEW E. — Ueber den Einfluss der Temperatur auf die normale und die intramoleculare Atmung der verletzten Pflanzen. *Ber. deutsch. Bot. Gesells.*, 1905, 23, 205-211.
- VERNON H. M. — The respiratory exchanges of lower marine invertebrates. *Journ. of Physiol.*, 1896, 49, 18-70.
- The function of lipoids in tissue respiration and in the activity of oxidases. *Journ. Physiol.*, 1912, 45, 197.
- Die Abhängigkeit der oxydase Wirkung vom Lipoiden. *Bioch. Zeitsch.*, 1912, 47, 374.
- VOIT E. — Ueber die Grösse des Energiebedarfes der Tiere im Hungerzustande. *Zeitschr. f. Biol.*, 1901, 90, 113-120.
- Ein Beitrag zur Bestimmung des Eiweiss-Stickstoffes. *Zeitschr. f. Biol.*, 1926, 84, 153-168.
- WARBURG O. — Beiträge zur Biologie der roten Blutzellen. *Zeitschr. f. Physiol. Chem.*, 1909, 59, 112-120.
- Physikalische Chemie der Zellatmung. *Bioch. Zeitschr.*, 1921, 149, 134-166.
- WOLKOFF A. et MAYER A. — Beiträge zur Lehre über Athmung der Pflanzen. *Landw. Jahrb.*, 1876, 3, 321.
- WURMSER R. et JACQUOT R. — Sur la relation entre l'état physique du protoplasme et son fonctionnement. I. Photosynthèse. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1923, 5, 305-315.
- ZALENSKI W. — Zur Frage über die Wirkung von Reizen auf die Atmung der Pflanzen, 1902 ; in *Botan. Centralbl.*, 1904, 95, 251.
- ZIEGENBEIN E. — Untersuchungen über den Stoffwechsel und die Athmung keimender Kartoffelknollen sowie anderer Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1893, 25, 563-606.



TABLE DES MATIÈRES

	PAGES
AVANT-PROPOS.	1

PREMIERE PARTIE

Action de divers facteurs extérieurs sur la respiration des Végétaux

CHAPITRE I

ACTION DE LA TEMPÉRATURE

Historique et bibliographie critique.....	5
But de nos recherches.....	18
A) — <i>Influence des températures antérieurement subies sur la respiration des végétaux..</i> 19	
§ I. — Position de la question et objet du travail.	19
§ II. — Choix et préparation du matériel.	25
§ III. — Mesure de la respiration.....	28
§ IV. — Résultats expérimentaux.....	30
a) Action des températures basses subies antérieurement	31
b) Influence d'un séjour à haute tem- pérature	35
c) Effet des vagues de froid et des va- gues de chaleur sur la respira- tion des plantes de pleine terre.	44
Conclusions	58
B) — <i>Action directe et immédiate de la tempé- rature sur la respiration des plantes...</i> 59	
§ I. — Question posée.....	59
§ II. — Choix du matériel.....	59
§ III. — Mesure de la respiration.....	60

	PAGES
§ IV. — Résultats expérimentaux et discussion	61
Conclusions	81

CHAPITRE II

INFLUENCE DE LA TENEUR EN OXYGÈNE DU MILIEU SUR L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES VÉGÉTAUX

§ I. — Historique de la question et objet du travail.....	82
§ II. — Choix du matériel.....	86
§ III. — Procédés expérimentaux.....	86
§ IV. — Résultats expérimentaux.....	90
§ V. — Discussion des résultats.....	90
Conclusions	94

DEUXIÈME PARTIE

Rôle des facteurs morphologiques

CHAPITRE I

SEXE ET RESPIRATION CHEZ LES VÉGÉTAUX

§ I. — Historique.....	95
§ II. — Objet du travail.....	99
§ III. — Choix du matériel et technique des mesures.....	99
§ IV. — Résultats expérimentaux et discussion	100
Conclusions	106

CHAPITRE II

INFLUENCE DE L'ÉTAT DE DÉVELOPPEMENT SUR LA RESPIRATION DES VÉGÉTAUX

Exposé des recherches faites antérieurement sur la question.	107
Objet de nos recherches.....	116

A) — <i>Influence de la durée de culture sur l'intensité des échanges gazeux d'un champignon.</i>	117
§ I. — Technique.....	117
§ II. — Résultats expérimentaux.....	122
§ III. — Discussion des résultats.....	126
§ IV. — Conclusions.....	130
B) — <i>Action de l'âge et des variations de poids sur la respiration des plantes supérieures..</i> ..	131
§ I. — Technique.....	131
§ II. — Résultats expérimentaux.....	133
§ III. — Examen et discussion des résultats.	133
§ IV. — Conclusions.....	144
Conclusions générales du chapitre.....	146

CHAPITRE III

RESPIRATION ET SURFACE

§ I. — Importance de la surface dans la fonction respiratoire. — Historique.	147
§ II. — Objet du travail.....	151
§ III. — Technique.....	152
§ IV. — Résultats expérimentaux.....	153
§ V. — Discussion des résultats.....	154
Conclusions	161

TROISIEME PARTIE

Respiration et composition chimique des Végétaux

Introduction.	163
Historique	164
Objet de nos recherches.....	170

CHAPITRE I

INTENSITÉ RESPIRATOIRE ET VARIATIONS NATURELLES DE LA TENEUR EN EAU CHEZ LES VÉGÉTAUX

§ I. — Etat de la question.....	172
§ II. — Premières constatations.....	174

	PAGES
§ III. — Questions posées:.....	178
§ IV. — Résultats expérimentaux et discussion.	180
Conclusions	185

CHAPITRE II

RESPIRATION ET SUBSTANCES PROTÉIQUES CHEZ LES VÉGÉTAUX

§ I. — Problème posé et but du travail..	187
§ II. — Technique.....	190
§ III. — Résultats expérimentaux.....	191
§ IV. — Interprétation des résultats et conclusions	195

CHAPITRE III

INFLUENCE DE LA TENEUR EN PHOSPHORE LIPOÏDIQUE

SUR LA RESPIRATION DES PLANTES	
§ I. — Historique et position de la question.	201
§ II. — Objet du travail.....	204
§ III. — Technique.....	205
§ IV. — Résultats expérimentaux.....	206
§ V. — Respiration et phosphore lipoi- dique.	209
Conclusions	211

CHAPITRE IV

RESPIRATION ET COMPOSÉS PURIQUES. IMPORTANCE DE LA CONNAISSANCE DU RAPPORT DES COMPOSÉS PURIQUES AUX SUBSTANCES ALBUMINOÏDES DANS L'ÉTUDE DU PHÉNOMÈNE RESPIRATOIRE CHEZ LES VÉGÉTAUX

§ I. — Etat actuel de la question et objet du travail.....	212
§ II. — Technique.....	218
§ III. — Résultats expérimentaux.....	218
§ IV. — Interprétation des résultats et conclusions	219
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	226
BIBLIOGRAPHIE	230

ERRATA

Page 12 (28^e ligne), lire : « équation » au lieu de « équitation ».

Page 36 (2^e ligne), lire : « à l'étuve éclairée et à 36°-37°. » au lieu de « à l'étuve 36°-37°. »

Page 42 (titre), lire : « BULBES D'OIGNON » au lieu de « TUBERCULES D'OIGNONS ».

Page 133 (2^e ligne), lire : « quatre heures » au lieu de « quatorze heures ».

Page 170 (18^e ligne), lire : « proportionnelle », au lieu de « proportionnel ».

Page 170 (21^e ligne), lire : « proportions » au lieu de « portions ».

Page 179 (9^e ligne), lire : « une perte... du » au lieu de « un perte... entre ».

Page 211 (16^e ligne), lire : « phosphatides » au lieu de « léci-thides ».

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Physiologie : Les vitamines lipo-solubles

Géologie : Les Conifères fossiles

Vu et approuvé :

Paris, le 15 Juillet 1930.

Le Doyen de la Faculté des Sciences

C. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

IMPR. LOUIS JEAN, GAF. - PÉRIODIQUES PUBLICATIONS

